

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

STRUCTURE SPATIO-TEMPORELLE DU ZOOPLANCTON LACUSTRE :  
CONTRIBUTION DES COURANTS, DE LA PRÉDATION ET DES RESSOURCES

MÉMOIRE  
PRÉSENTÉ  
COMME EXIGENCE PARTIELLE  
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR  
SONYA LÉVESQUE

FÉVRIER 2008

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL  
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

## REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier ma superviseure, Beatrix Beisner Ph. D., professeure à l'Université du Québec à Montréal pour son aide, ses conseils précieux ainsi que son soutien moral et financier. Je remercie aussi les membres de mon comité : Kerri Finlay Ph. D., étudiante post-doctorale à l'Université de Regina, ainsi que Pedro Peres-Neto Ph. D. et Yves Prairie Ph. D., professeurs à l'Université du Québec à Montréal, pour leurs suggestions et encadrement. Je tiens aussi à saluer la contribution des aides de terrain et amis étudiants : Allain Barnett M. Sc., Pascal Durand ing., Maria Lorena Longhi candidate au doctorat, Maria José Maezo candidate à la maîtrise et Richard Vogt candidat au doctorat. Enfin un remerciement particulier à mon copain, Martin Tremblay, pour son aide technique, sa présence et son appui.

Ce projet a été financé par une bourse de maîtrise en recherche du Fond de recherche sur la nature et les technologies (FQRNT) ainsi que par une bourse de recherche de premier cycle du Conseil de recherche en science naturelles et en génie du Canada (CRSNG). Les appareils de recherche utilisés ont été financés par la Fondation canadienne pour l'innovation (FCI).

## TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES .....	vii
LISTE DES TABLEAUX .....	xv
RÉSUMÉ.....	xvii
INTRODUCTION.....	1
CHAPITRE I	
ÉTAT DES CONNAISSANCES .....	6
1.1 Introduction .....	6
1.2 Le comportement migratoire .....	7
1.2.1 La migration verticale journalière (DVM) .....	9
1.2.1.1 Prédation et DVM .....	9
1.2.1.2 Luminosité et DVM.....	10
1.2.1.3 Génétique des individus et DVM .....	11
1.2.1.4 Disponibilité des ressources et DVM.....	12
1.2.2 Migration horizontale journalière (DHM).....	12
1.2.2.1 Prédation et DHM .....	14
1.2.2.2 Macrophytes et DHM.....	15
1.2.2.3 Disponibilité des ressources de nourriture et DHM .....	16
1.2.2.4 Facteurs abiotiques et DHM : courants et vents, luminosité et température de l'eau	17
1.2.2.5 Génétique des individus et DHM .....	18
CHAPITRE II	
ÉTUDE PRÉLIMINAIRE : IDENTIFICATION ET DESCRIPTION DE LA STRUCTURE SPATIO-TEMPORELLE DU ZOOPLANKTON .....	20
2.1 Introduction .....	20
2.1.1 Structure et hétérogénéité spatiale.....	21

2.1.2	Échelle.....	21
2.1.3	Question et objectifs.....	22
2.2	Matériel et méthodes.....	23
2.2.1	Terrain.....	23
2.2.2	Analyses statistiques.....	24
2.2.2.1	Variographie.....	24
2.2.2.2	Analyses canoniques.....	26
2.3	Résultats.....	30
2.3.1	Variographie.....	30
2.3.1.1	Analyse de validation croisée ou « cross-validation analysis ».....	32
2.3.1.2	Évolution des paramètres du semi-variogramme en fonction du temps.....	35
2.3.2	Analyses canoniques.....	37
2.4	Discussion.....	40
2.4.1	Variographie.....	40
2.4.2	Analyses canoniques.....	42
2.4.3	Synthèse.....	43
2.4.4	Atteinte des objectifs.....	45
2.5	Conclusion.....	46

### CHAPTER III

#### HORIZONTAL STRUCTURE OF LAKE ZOOPLANKTON : TEMPORAL AND SPATIAL SCALES AFFECT THE CONTRIBUTIONS OF CURRENT, PREDATION AND RESSOURCES.....

3.1	Introduction.....	47
3.2	Methods.....	51
3.2.1	Field Work.....	51
3.2.2	Data Manipulation.....	54
3.2.3	Data Analysis.....	55
3.2.3.1	Variation partitioning.....	55
3.2.3.2	Small-scale Variation Partitioning (10 m resolution).....	58
3.2.3.3	Exploring Larger Scales.....	60
3.2.3.4	Spatio-Temporal Evolution of Zooplankton Structure.....	60

3.3	Results .....	61
3.3.1	Global Results .....	62
3.3.2	Explaining the Variation of Abundance of Zooplankton .....	67
3.3.2.1	Explaining Total Zooplankton Abundance Variation .....	67
3.3.2.2	Explaining Zooplankton Variation : Zooplankton Abundance Model .....	73
3.3.3	Variation in Abundance of Zooplankton Size Classes .....	78
3.3.3.1	Normalized Currents .....	78
3.3.3.2	Chlorophyll Biomass .....	81
3.3.3.3	Predator Abundance .....	81
3.3.4	Linking Patterns of Spatio-Temporal Structure with Explanatory Variables .....	82
3.4	Discussion .....	85
3.4.1	General Discussion .....	85
3.4.1.1	Currents .....	86
3.4.1.2	Chlorophyll Biomass .....	87
3.4.1.3	Predator Abundance .....	87
3.4.2	Effects of Scale .....	90
3.4.3	Autocorrelation Ranges and Associated Factors .....	91
3.4.4	Caveats .....	93
3.5	Conclusion .....	94
CHAPITRE IV		
EXPLORATION DES PATRONS DE DISTRIBUTION VERTICALE DU ZOOPLANKTON DANS LE TEMPS ET L'ESPACE .....		95
4.1	Introduction .....	95
4.2	Méthodes .....	98
4.2.1	Terrain .....	98
4.2.2	Manipulation des données .....	100
4.3	Résultats .....	101
4.3.1	Contexte écologique: profils verticaux de température .....	101
4.3.2	Patrons de distribution verticale du zooplancton .....	102
4.3.2.1	Zooplankton de petite taille (300-500 $\mu\text{m}$ ESD) .....	104
4.3.2.2	Zooplankton de moyenne taille (500-750 $\mu\text{m}$ ) .....	106

4.3.2.3	Zooplankton de grande taille (>750 µm) .....	108
4.3.3	Étagement à l'intérieur d'un même mois .....	110
4.3.4	Analyse des écarts .....	111
4.3.4.1	Comparaison Jour et Nuit à l'échelle du mois et de la saison .....	111
4.3.4.2	Groupes de taille et fluctuations à l'intérieur de la saison.....	112
4.3.5	Facteurs explicatifs.....	113
4.3.5.1	Densité des prédateurs.....	114
4.3.5.2	Biomasse de la chlorophylle.....	116
4.4	Discussion .....	116
4.4.1	Patrons généraux .....	116
4.4.1.1	Patrons généraux en fonction du temps.....	116
4.4.1.2	Prédation et répartition verticale du zooplankton.....	118
4.4.1.3	Étagement.....	122
4.4.2	Migration verticale journalière (DVM) .....	123
4.4.2.1	Ampleur de la migration verticale journalière.....	123
4.5	Conclusion.....	124
	CONCLUSION .....	125
	APPENDICE A	
	VÉRIFICATION DES COMPTES DU LOPC SUR LE TERRAIN .....	129
	APPENDICE B	
	COEFFICIENTS DE REGRESSION DES ACR POUR CHAQUE FACTEUR BIOTIQUE	
	.....	132
	APPENDICE C	
	PARTITION DE LA VARIATION DE L'ABONDANCE DE ZOOPLANKTON PAR	
	GROUPES DE TAILLE : L'ESPACE EST UNE VARIABLE EXPLICATIVE .....	135
	APPENDICE D	
	PATRONS VERTICAUX DU ZOOPLANKTON EN ZONE SEMI-LITTORALE.....	139
	APPENDICE E	
	COMPARAISON DES MESURES DU LOPC EN CONFORMATION T-FRAME AVEC	
	LES MESURES EN CONFORMATION POMPE.....	143
	RÉFÉRENCES.....	145

## LISTE DES FIGURES

Figure		Page
1.1	Modèle général de migration suggéré par White (1998). Les unités représentent des unités arbitraires de risque de prédation et de concentration de nourriture et les directions optimales de la migration sont décrites par les flèches.....	17
2.1	Semi-variogramme typique et ses principaux paramètres : la portée, le plateau et la variance intrinsèque.....	26
2.2	Représentation schématique des manipulations des données utilisées pour le second volet du chapitre. D'abord l'ACR et l'ACC, ensuite la partition de la variation.....	29
2.3	Semi-variogrammes expérimentaux (carrés vides) et théoriques (trait continu) ajustés suivant un modèle exponentiel de la variance du ln-abondance du zooplancton en fonction de la distance de séparation en mètres. Il n'a pas été possible de procéder à l'échantillonnage de la soirée du 24 août (Soir2).....	31
2.4	Graphiques de validation croisée comparant la variance actuelle (expérimentale) à la variance estimée. La droite en pointillés marque un rapport de 1:1 ou coefficient de régression = 1 caractéristique d'une correspondance semi-variogramme théorique – semi-variogramme expérimental idéale. Il n'a pas été possible de procéder à l'échantillonnage de la soirée du 24 août (Soir2).....	34
2.5	Accroissement de la portée au cours d'une journée. La portée est en mètres et le moment de la journée en heures. Pour des raisons techniques, le transect du matin a eu lieu à 7h00 pour la première série d'échantillonnages.....	35
2.6	Évolution de la valeur du plateau ou variance maximale au cours d'une journée. Le moment de la journée est en heures.....	36



3.1	Importance of abiotic (full line) and biotic (dotted line) processes as drivers for zooplankton spatial heterogeneity depending of the spatial scale according to the multiple driving forces hypothesis (from Pinel-Alloul, 1995).....	48
3.2	Map of the sampling transect in Green Bay, Lake Memphrémagog (Québec). The solid line represents the main transect used for continuous zooplankton, current direction and speed, and chlorophyll biomass sampling. Dotted lines represent sites of fish larva and macroinvertebrate sampling. The triangles indicate approximate position of the seining sites. Finally stars show sites of vertical tow : semi-littoral and pelagic (chapter IV subject).....	52
3.3	Complexification of variation partitioning with an increasing set of explanatory variables. Each fraction is represented by a lowercase letter.....	57
3.4	Schematic representation of the various sets of response (Y) and explanatory (X) variables employed in computing the different series of variation partitioning. The non-overlapping part of the circle represents the portion of variation in the response variable explained by the arrow-linked explanatory variable. The present study did focus on this portion solely. Panel A show the variation partitioning of total zooplankton abundance as response variable and without space as one of the explanatory variable. Panel B represents the same thing when adding spatial variables as an explanatory variable. Panel C and D are variation partitioning of a predicted set of response variable, C obtained from the representation of zooplankton abundance based on space and D from a combination of spatial vectors.....	59
3.5	Zooplankton abundance as function of current speed (current speed projected on transect axis and direction, moving from littoral to pelagic zones) in pelagic zone for the whole sampling season. Positive current speed corresponds to shore to open water direction while negative current speed represents open water to littoral direction. The emphasis is put on two types of zero speed: grey circles being null speed generated by a current perpendicular to the transect axis and white circles being null speed because of null or absent currents. Panel A represents small body size zooplankton abundance (200-500 $\mu\text{m}$ ESD) while panel B represents large body sized zooplankton abundance (500-9999 $\mu\text{m}$ ESD).....	63

3.6	Zooplankton abundance as function of current speed (current speed projected on transect axis and direction, moving from littoral to pelagic zones) in the pelagic zone for the whole sampling season, without perpendicular currents. The left panel (A) is zooplankton abundance in the small size class (200-500 $\mu\text{m}$ ESD) and the right (B) is zooplankton abundance in the large size class (500 $\mu\text{m}$ ESD).....	63
3.7	Zooplankton abundance as function of chlorophyll biomass in the pelagic zone over the entire sampling season. The left panel (A) is zooplankton abundance in small size classes (200-500 $\mu\text{m}$ ESD) and the right panel (B) is zooplankton abundance in large size classes (500-9999 $\mu\text{m}$ ESD).....	64
3.8	Zooplankton density as function of predator abundance by transect section (shallow littoral, littoral, semi-littoral and pelagic). The first group (panels A to D) of four panels shows results for small zooplankton (200-500 $\mu\text{m}$ ESD) and the second group (panels E to H) shows large zooplankton (500-9999 $\mu\text{m}$ ESD). Enlarged markers signal fish larva presence whereas smaller markers represent macroinvertebrates.....	66
3.9	Mean variation (+ standard error) across two sampling days in zooplankton abundance explained by normalized currents, chlorophyll and predator abundance by period of day and month (no spatial variables, see fig. 3.4A). Signs above the bars indicate significance: asterisk when both sampling days were significant, circle when only one fraction was significant. Panel D shows the cumulative portion of the variation explained by the variables. The main representation only shows day and night while the inset focuses on morning and evening of each month.....	69
3.10	Mean variation (+ standard error) across two sampling days in zooplankton abundance explained by normalized currents, chlorophyll, predator abundance and spatial variables by period of day and month (see fig. 3.4B). Signs above the bars indicate significance: asterisk when both sampling days were significant, circle when only one fraction was significant. Panel D shows the cumulative portion of the variation explained by the variables. The main representation only shows day and night while the inset focuses on morning and evening of each month.....	70

- 3.11 Mean variation (+ standard error) across two sampling days in zooplankton spatial structure explained by normalized currents, chlorophyll and predator abundance by period of day and month (see fig. 3.4C). Signs above the bars indicate significance: asterisk when both sampling days were significant, circle when only one fraction was significant. Panel D shows the cumulative portion of the variation explained by the variables. The main representation only shows day and night while the inset focuses on morning and evening of each month..... 72
- 3.12 Portion of the variation of zooplankton spatial structure model explained by normalized currents, chlorophyll biomass and predator abundance depending on the period of day and sampling month (fig 3.4D, all PCNMs). Signs above the bars indicate significance: asterisk when both sampling days were significant, circle when only one fraction was significant. Standard error bars are also shown; whereas hatched sections mean that variation partitioning was done with questionable predicted zooplankton abundance (see table 3.2). Panel D is a cumulative representation of panel A, B and C..... 75
- 3.13 Portion of the variation of the large-scale zooplankton abundance model explained by normalized currents (panel A), chlorophyll biomass (panel B) and predator abundance (panel C) depending on period of day and sampling month (see fig 3.4D, large-scale PCNMs solely). Signs above the bars indicate significance: asterisk when both sampling days were significant, circle when only one fraction was significant. Standard error bars are also shown; whereas hatched sections mean that variation partitioning was done with questionable predicted zooplankton abundance (see table 3.2). Panel D is a cumulative representation of panel A, B and C..... 77
- 3.14 Mean variation (+ standard errors) across two sampling days in zooplankton spatial structure for zooplankton size classes (predicted by space as in fig. 3.4C, size-class approach) explained by normalized current speed (A to C), chlorophyll (D to F) and predator abundance (G to I) by time of day and month. Top panels (A, D, G) show explained variation for small (300-500  $\mu\text{m}$ ), the central panels (B, E, H) for medium (500-750  $\mu\text{m}$ ) and the bottom panels (C, F, I) for large sized zooplankton (750-1500  $\mu\text{m}$ ). Signs above the bars indicate significance: asterisk when both sampling days were significant, circle when only one fraction was significant. Note the differences in scale..... 79

3.15	Cumulative portion of the variation of zooplankton by size groups explained by current speed, chlorophyll biomass and predator density (cumulative representation of fig 3.14). Main representations only show day and night while insets focus on morning and evening of each month. Panel A details variation in small (300 to 500 $\mu\text{m}$ ) zooplankton, panel B does it for medium body size zooplankton (500 to 750 $\mu\text{m}$ ) and panel C resumes the variation in large zooplankton (>750 $\mu\text{m}$ ).....	80
3.16	Changes in the range of autocorrelation of zooplankton abundance as a measure of zooplankton spatial structure for different times of day in each sampling month. The results from August 2005 are presented for comparison. Standard error bars are also shown.....	83
4.1	Profils verticaux de la température de mai à septembre au point le plus profond de la baie. Les deux entrées pour le mois de mai montrent la fragilité du profil de température à la fin du printemps.....	103
4.2	Patrons de distribution de la densité moyenne du zooplancton de petite taille (300-500 $\mu\text{m}$ ESD) en fonction de la profondeur à midi (panneaux A, C, E, G et I) et minuit (panneaux B, D, F, H et J) de mai à septembre. Le graphique F ne contient aucune barre d'erreur type puisqu'un seul trait vertical a été utilisé pour construire le profil. Les graphiques utilisant les mesures provenant de la pompe (panneaux C, D et F) présentent une plus petite échelle de densité. Les lignes pointillées marquent les limites du métalimnion une fois la stratification de la colonne d'eau achevée.....	105
4.3	Patrons de distribution de la densité moyenne du zooplancton de moyenne taille (500-750 $\mu\text{m}$ ESD) en fonction de la profondeur à midi (panneaux A, C, E, G et I) et minuit (panneaux B, D, F, H et J) de mai à septembre. Le graphique F ne contient aucune barre d'erreur type puisqu'un seul trait vertical a été utilisé pour construire le profil. Les graphiques utilisant les mesures provenant de la pompe (panneaux C, D et F) présentent une plus petite échelle de densité. Les lignes pointillées marquent les limites du métalimnion une fois la stratification de la colonne d'eau achevée.....	107
4.4	Patrons de distribution de la densité moyenne du zooplancton de grande taille (>750 $\mu\text{m}$ ESD) en fonction de la profondeur à midi (panneaux A, C, E, G et I) et minuit (panneaux B, D, F, H et J) de mai à septembre. Le graphique F ne contient aucune barre d'erreur type puisqu'un seul trait vertical a été utilisé pour construire le profil. Les graphiques utilisant les mesures provenant de la pompe (panneaux C, D et F) présentent une plus petite échelle de densité. Les lignes pointillées marquent les limites du métalimnion une fois la stratification de la colonne d'eau achevée.....	109

4.5	Résumé des différents profils verticaux à l'aide de la moyenne et de la densité maximale. Le point avec erreur type correspond à la densité moyenne de zooplancton par groupe de taille pour toute la colonne d'eau tandis que le point simple correspond au pic de densité atteint. Les profils littoraux (L) et pélagiques (P) sont ainsi représentés pour chaque mois (M = mai, Jn = juin, Jl = juillet, Au = août et Se = septembre). Les valeurs près de zéro en juin et la nuit en juillet correspondent à l'échantillonnage avec la pompe.....	112
4.6	Résumé des différents profils verticaux en utilisant la cote z ou standardisation. La cote obtenue est garante de l'aspect du profil vertical : une cote faible représente un profil homogène, présentant une densité plutôt près de la moyenne alors qu'une cote élevée trahit un profil présentant un pic marqué. Les profils littoraux (L) et pélagiques (P) sont ainsi représentés pour chaque mois (M = mai, Jn = juin, Jl = juillet, Au = août et Se = septembre), de jour comme de nuit.....	114
4.7	Densité de prédateurs (A et B) et de la biomasse de chlorophylle (C et D) présente dans le premier mètre de la colonne d'eau au moment de chaque profil pour les deux sites, littoral et pélagique. Un point représente la densité ou biomasse moyenne. L'erreur type est aussi montrée. La ligne pointillée présente dans les graphiques A et B correspond au seuil de densité de prédateurs requis pour influencer la distribution du zooplancton ( $2 \text{ individus/m}^3$ ) tel qu'établi dans le chapitre III.....	115
4.8	Densité du zooplancton de grande taille ( $>750 \mu\text{m ESD}$ ) en fonction de la distance depuis le départ du transect horizontal, de mai à septembre. Le trait plein correspond à la nuit et le trait pointillé au jour. Notez que l'échelle des densités change d'un mois à l'autre sauf entre juin et juillet.....	120
A.1	Nombre d'individus zooplanctoniques de $200 \mu\text{m}$ et plus comptés par le LOPC au laboratoire en fonction du nombre d'individus comptés sur le terrain par le LOPC pour une même section d'échantillon. La ligne pointillée représente le ratio 1:1. La fonction correspondant à la régression entre les valeurs mesurées est indiquée par la ligne pleine.....	130
A.2	Nombre d'individus zooplanctoniques de $300 \mu\text{m}$ et plus comptés par le LOPC au laboratoire en fonction du nombre d'individus comptés sur le terrain par le LOPC pour une même section d'échantillon. La ligne pointillée représente le ratio 1:1. La fonction correspondant à la régression entre les valeurs mesurées est indiquée par la ligne pleine...	131

- C.1 Portion moyenne (et erreur type) de la variation de l'abondance du zooplancton filtrée pour l'espace expliquée par la vitesse des courants normalisés selon le moment de la journée et le mois. Les trois panneaux représentent les trois groupes de taille: la variation expliquée pour le zooplancton de petite taille (300-500  $\mu\text{m}$ ) est représentée dans le graphique A, la variation pour le zooplancton de moyenne taille (500-750  $\mu\text{m}$ ) se retrouve dans le graphique B et la variation du zooplancton de grande taille (>750  $\mu\text{m}$ ) est dans le graphique C. La présence d'un cercle barré au-dessus des barres indique qu'aucune des deux fractions pour les deux jours d'échantillonnage n'était significative alors qu'un cercle indique qu'une seule fraction était significative et qu'aucun cercle indique que les deux fractions étaient significatives..... 136
- C.2 Portion moyenne (et erreur type) de la variation de l'abondance du zooplancton filtrée pour l'espace expliquée par la biomasse de chlorophylle a selon le moment de la journée et le mois. Les trois panneaux représentent les trois groupes de taille: la variation expliquée pour le zooplancton de petite taille (300-500  $\mu\text{m}$ ) est représentée dans le graphique A, la variation pour le zooplancton de moyenne taille (500-750  $\mu\text{m}$ ) se retrouve dans le graphique B et la variation du zooplancton de grande taille (>750  $\mu\text{m}$ ) est dans le graphique C. La présence d'un cercle barré au-dessus des barres indique qu'aucune des deux fractions pour les deux jours d'échantillonnage n'était significative alors qu'un cercle indique qu'une seule fraction était significative et qu'aucun cercle indique que les deux fractions étaient significatives..... 137
- C.3 Portion moyenne (et erreur type) de la variation de l'abondance du zooplancton filtrée pour l'espace expliquée par l'abondance de prédateurs selon le moment de la journée et le mois. Les trois panneaux représentent les trois groupes de taille: la variation expliquée pour le zooplancton de petite taille (300-500  $\mu\text{m}$ ) est représentée dans le graphique A, la variation pour le zooplancton de moyenne taille (500-750  $\mu\text{m}$ ) se retrouve dans le graphique B et la variation du zooplancton de grande taille (>750  $\mu\text{m}$ ) est dans le graphique C. La présence d'un cercle barré au-dessus des barres indique qu'aucune des deux fractions pour les deux jours d'échantillonnage n'était significative alors qu'un cercle indique qu'une seule fraction était significative et qu'aucun cercle indique que les deux fractions étaient significatives..... 138
- D.1 Patrons verticaux semi-littoraux de la densité moyenne (et erreur type) du zooplancton de petite taille (300-500  $\mu\text{m}$  ESD) en fonction de la profondeur à midi (panneaux A, C, E, G et I) et minuit (panneaux B, D, F, H et J) de mai à septembre. Les graphiques utilisant les mesures provenant de la pompe (panneaux C, D et F) présentent une plus petite échelle de densité. Les lignes pointillées marquent la limite de l'épilimnion une fois la stratification de la colonne d'eau achevée..... 140

D.2	Patrons verticaux semi-littoraux de la densité moyenne (et erreur type) du zooplancton de moyenne taille (500-750 $\mu\text{m}$ ESD) en fonction de la profondeur à midi (panneaux A, C, E, G et I) et minuit (panneaux B, D, F, H et J) de mai à septembre. Les graphiques utilisant les mesures provenant de la pompe (panneaux C, D et F) présentent une plus petite échelle de densité. Les lignes pointillées marquent la limite de l'épilimnion une fois la stratification de la colonne d'eau achevée.....	141
D.3	Patrons verticaux semi-littoraux de la densité moyenne (et erreur type) du zooplancton de grande taille (>750 $\mu\text{m}$ ESD) en fonction de la profondeur à midi (panneaux A, C, E, G et I) et minuit (panneaux B, D, F, H et J) de mai à septembre. Les graphiques utilisant les mesures provenant de la pompe (panneaux C, D et F) présentent une plus petite échelle de densité. Les lignes pointillées marquent la limite de l'épilimnion une fois la stratification de la colonne d'eau achevée.....	142
E.1	Comparaison entre le profil mesuré par le LOPC en conformation T-Frame (section de gauche) et le profil mesuré par le LOPC en conformation pompe (section de droite) pour les trois groupes de taille (300 à 500 $\mu\text{m}$ , 500 à 750 $\mu\text{m}$ et >750 $\mu\text{m}$ ).....	144



## LISTE DES TABLEAUX

Tableau		Page
2.1	Résumé des principaux paramètres dérivés des semi-variogrammes théoriques ajustés. La variance intrinsèque, le plateau et la portée se rapportent aux caractéristiques du semi-variogramme obtenu tandis que la somme des carrés résiduels et le $R^2$ informent sur l'ajustement du modèle.....	32
2.2	Comparaison de la variation de l'abondance du zooplancton par groupe de taille expliquée par les variables environnementales via l'ACR et l'ACC avec la variation expliquée par les variables environnementales et spatiales via la partition de la variation. La fraction [a] correspondant à la variation expliquée par les variables environnementales sans composante spatiale, la fraction [b] à la variation structurée spatialement mais aussi résultat des variables environnementales, la fraction [c] à la variation structurée spatialement non redevables aux variables environnementales et enfin la fraction [d] la variation résiduelle non expliquée par le modèle.....	39
3.1	Examples of patchiness scales and processes for freshwater zooplankton (adapted from Pinel-Alloul 1995).....	49
3.2	The fit of the spatial structure model for zooplankton abundance was tested using RDA. The average $R^2$ for the two transects for each time period are presented for the global model, and for models using only large, medium and small scale eigenvectors. Models were accepted when they explained at least 30% of zooplankton abundance. An asterisk (*) marks unaccepted models. The number of significant $R^2$ out of the two transect fits in each case is shown...	74
3.3	Average autocorrelation range (m) for explanatory variables selected from variation partitioning of zooplankton abundance predicted by space and space-filtered zooplankton abundance.....	84
3.4	Period of the day and their associated average autocorrelation range (m).....	84



B.1	Coefficients de régression des ACR pour chaque facteur biotique à partir des valeurs d'abondance totale du zooplancton pour toutes les échelles spatiales. À noter que des ACR distinctes ont été effectuées pour les répliquats jour (midi) et nuit (minuit) de chacun des mois d'échantillonnage.....	133
B.2	Coefficients de régression des ACR pour chaque facteur biotique à partir des valeurs d'abondance totale du zooplancton pour grande échelle spatiale seulement. À noter que des ACR distinctes ont été effectuées pour les répliquats jour (midi) et nuit (minuit) de chacun des mois d'échantillonnage.....	134

## RÉSUMÉ

Une meilleure compréhension des mécanismes régissant la distribution spatio-temporelle du zooplancton lacustre a des répercussions profondes en écologie. Les sujets explorés réfèrent au partage de la contribution des facteurs biotiques versus abiotiques, à une approche par groupes de taille et à un suivi temporel étendu. L'hypothèse était que le zooplancton d'une baie au lac Memphrémagog (Québec), suivra un patron cyclique de distribution spatio-temporelle influencé par des facteurs biotiques (planctonivores, ressources) et par des facteurs abiotiques (courants et physico-chimie). Les objectifs étaient (1) identifier et décrire la structure spatiale horizontale du zooplancton, (2) suivre son évolution temporelle, (3) séparer l'apport des variables biotiques vs variables abiotiques et (4) explorer les patrons verticaux. Les variables (densité de zooplancton, courants, biomasse de chlorophylle, température, DO, pH, turbidité et planctonivores) ont été échantillonnées sur un transect horizontal répété dans le temps (aux 6 heures, aux mois). À cela s'ajoutaient deux traits verticaux de zooplancton. La structure spatiale varie dans le temps (jour et saison). La densité de prédateurs, la disponibilité des ressources et les courants ont expliqué jusqu'à 60% de la variation de la structure spatiale du zooplancton selon l'échelle utilisée et le temps, reflétant les cycles biologiques et les événements de courants. La prédation est une variable commune entre la structure spatiale horizontale et verticale du zooplancton. Le zooplancton ( $>750\ \mu\text{m}$ ) adopte la migration verticale journalière inverse en réponse à la prédation. Ce travail est en accord avec l'hypothèse des forces motrices multiples. Le partage contribution biotiques vs abiotiques est mis en évidence par décomposition des échelles spatiales. Il serait important d'intégrer la dynamique temporelle de la structure spatiale du zooplancton aux théories écologiques et à la planification d'échantillonnage. L'approche par groupe de taille souligne les particularités des processus biologiques. Cette approche est fiable et économique en temps et efforts.

Mots clés : Structure spatio-temporelle, zooplancton, courants, prédation, échelle spatiale

## INTRODUCTION

Le zooplancton est avec le phytoplancton une composante commune à tous les plans d'eau que l'on parle de rivières, de lacs, d'étangs, de fleuves, de mers et d'océans (Pennack, 1978). Son rôle clé est de permettre le transfert de l'énergie fixée par les autotrophes aux niveaux trophiques supérieurs. Ainsi le zooplancton est à la base de la chaîne trophique, et la compréhension des phénomènes qui le régit permet une meilleure compréhension de l'écosystème entier. De plus, ces organismes sont tous désignés pour l'étude des interactions écologiques. Leur petite taille et leur court cycle de vie font en sorte qu'ils sont faciles à manipuler et échantillonner. On les retrouve pratiquement partout et en forte densité, ce qui aide énormément à isoler des relations reflétant la communauté en général et non quelques individus isolés.

Le concept de la distribution homogène du zooplancton qui avait cours dans la première moitié du vingtième siècle est depuis longtemps révolu. La distribution hétérogène (ni uniforme, ni aléatoire) des organismes en nature est devenue une question centrale dans les théories écologiques tout comme dans la planification de l'échantillonnage (Legendre et Fortin, 1989; Avois-Jacquet *et al.*, 2000). Initialement considérée comme une nuisance statistique, il s'est avéré nécessaire d'intégrer la structure spatiale aux études écologiques (Legendre, 1993). L'hétérogénéité du zooplancton a des implications directes sur la dynamique des populations planctoniques en général. Conséquemment, il est devenu essentiel de tenir compte de la contribution de la structure spatiale dans les domaines de modélisation de processus écologiques, qu'il s'agisse de la productivité ou des interactions trophiques (Legendre et Fortin, 1989; Legendre, 1993; Pinel-Alloul, 1995).

De plus, une meilleure compréhension des patrons de distribution du zooplancton dans les lacs ainsi que des processus qui les influencent, rend possible une meilleure estimation de l'hétérogénéité du zooplancton. Cette dernière ayant été sous-évaluée pendant des décennies (Stockwell et al., 2002; Mehner et al., 2005).

De grandes avancées ont déjà été faites en ce qui concerne l'étude de la structure spatiale du zooplancton et des processus qui la génèrent (Pinel-Alloul et Ghadouani, 2007). Certaines études ont mis en évidence la contribution importante des variables physiques du milieu, principalement les courants, pour sculpter la distribution spatiale du zooplancton. De manière générale ce sont les mouvements des masses d'eau induits par les vents (Colebrook, 1960; George et Winfield, 2000; Kaevats et al., 2005) ou les courants (Pinel-Alloul et al., 1999; Thackeray et al., 2004) qui sont désignés comme les grands responsables de la structure du zooplancton observée. Plus souvent qu'autrement, le site à l'étude est un lac particulièrement étendu : lac Windermere (14,8 km<sup>2</sup>, Colebrook, 1960; Thackeray et al., 2004), Loch Ness (56 km<sup>2</sup>, George et Winfield, 2000), lac Opeongo (58,6 km<sup>2</sup>, Kaevats et al., 2005) et lac Léman (582 km<sup>2</sup>, Pinel-Alloul et al., 1999). À l'opposé, certaines études font aussi état de l'importance des interactions biotiques, principalement les relations prédateur-proie, quand vient le temps d'expliquer la distribution spatiale du zooplancton. Ce type d'interaction a été mis en évidence en laboratoire (Van de Meutter et al., 2005), mais aussi dans le cadre de l'étude de la migration horizontale journalière du zooplancton en étangs (Davies, 1985; Burks *et al.*, 2002). Il arrive aussi que l'interaction prédateur-proie soit employée pour expliquer la distribution du zooplancton dans des lacs de plus grande taille tels que le réservoir Miramar (0,65 km<sup>2</sup>, White, 1998), le bassin Kirkkojärvi du lac Hiidenvesi (1,6 km<sup>2</sup>, Nurminen et Horppila, 2002) et le lac Annecy (27,6 km<sup>2</sup>, Masson et al., 2001). Ces exemples illustrent particulièrement bien l'hypothèse des forces motrices multiples, «multiple driving forces hypothesis» (Pinel-Alloul, 1995). Selon cette hypothèse, il n'y a pas un unique facteur responsable de la distribution hétérogène du zooplancton, mais un ensemble de plusieurs facteurs agissant à différentes échelles. À grande échelle, ce sont plutôt les processus physiques (ou abiotiques) qui influencent de façon majeure la distribution spatiale du zooplancton. À plus petites échelles, ce sont les processus biologiques (prédation, compétition) qui se démarquent pour expliquer la structure observée.

Le présent projet de recherche s'inscrit dans les zones laissées grises par la littérature actuelle : les échelles intermédiaires et la distribution temporelle du zooplancton. Par échelle intermédiaire il est question de l'interaction ou le partage de la contribution des facteurs biotiques et abiotiques lorsque l'échelle de l'étude peut permettre la mise en évidence des deux grands types de processus explicatifs. Les particularités de l'étude résident dans l'échantillonnage des transects en continu garantissant une échelle de résolution élevée et dans un site d'étude de taille intermédiaire facilitant la mise en évidence du partage de la contribution des facteurs biotiques versus abiotiques. Une autre lacune que tente de remplir le présent travail est de mettre l'accent sur le volet temporel de la distribution spatiale du zooplancton. Cette préoccupation est présente jusqu'à un certain point dans la littérature (Fernandez-Rosado et Lucena, 2001; Pinel-Alloul *et al.*, 2004; Mehner *et al.*, 2005). Ce qui est proposé ici est un suivi temporel étendu couvrant à la fois l'échelle de la journée mais aussi celle de la saison. Enfin une autre particularité de l'étude est d'utiliser une approche par groupes de taille. Il est alors possible de subdiviser la communauté zooplanctonique plutôt éclectique en groupes un peu plus similaires.

Deux grandes questions d'intérêt peuvent être soulevées en ce qui a trait à la région d'étude, soit la baie Verte du lac Memphrémagog (Québec). Ces questions sont essentielles à la formulation de l'hypothèse et sont imbriquées l'une dans l'autre de façon à ce qu'une réponse positive à la première est préalable à la formulation de la seconde. D'abord quels patrons de distribution spatio-temporelle du zooplancton retrouve-t-on dans la baie à l'étude? Ensuite quels facteurs peuvent être responsables des patrons observés? Il s'agit de chercher à savoir quels sont les processus sous-jacents à la distribution spatio-temporelle du zooplancton. L'emphase sera mise sur les processus biotiques que sont la prédation et l'abondance des ressources alimentaires de même que sur des processus abiotiques, les courants. Les deux grandes questions précédentes peuvent être synthétisées en une seule, plus générale : Y a-t-il des patrons de distribution horizontale du zooplancton dans la baie Verte du lac Memphrémagog et quels facteurs peuvent les expliquer? À cette question générale se rattache la notion temporelle à l'échelle de la journée aussi bien qu'à l'échelle de la saison.

L'hypothèse générale de travail découlant des questions formulées précédemment est que le zooplancton de la baie Verte, au lac Memphrémagog (Québec), va suivre un patron cyclique de distribution spatio-temporelle influencé par des facteurs biotiques tels que la prédation, principalement par les jeunes stades de poissons, et l'abondance de nourriture en l'occurrence le phytoplancton ainsi que par des facteurs abiotiques tels que les courants et les vents.

Pour faire suite aux questions posées précédemment, les grands objectifs sont (1) d'identifier et de décrire la structure spatiale horizontale du zooplancton, (2) de suivre l'évolution de la structure spatiale au cours de la journée mais aussi au courant de l'été, (3) d'identifier les processus et paramètres influençant la structure horizontale observée, bref séparer l'apport des variables biotiques par rapport aux variables abiotiques et (4) de regarder de façon exploratoire les patrons verticaux de manière à les relier avec les processus observés sur le plan horizontal.

L'approche retenue est l'approche descriptive. Cette dernière permet d'étudier la structure spatio-temporelle du zooplancton à l'échelle de la baie entière plutôt qu'à l'intérieur d'un mésocosme comme le ferait une approche expérimentale. L'environnement n'est pas contrôlé en approche descriptive, ce qui amène à prendre en considération beaucoup plus de facteurs et les interactions entre eux. Dans notre cas, l'intérêt de l'approche descriptive par rapport à l'approche expérimentale est que la première permet de dresser le portrait du comportement du zooplancton dans un lieu précis, la baie Verte, une petite baie profonde et quasi fermée du lac Memphrémagog considérée comme représentative de la majorité des lacs mondiaux ( $<1 \text{ km}^2$ , Downing *et al.*, 2006). De plus, utiliser l'approche descriptive permet de garder l'échelle naturelle qui est impossible à répliquer réellement dans une situation expérimentale avec des poissons.

Le présent document s'articule en quatre chapitres. Le premier chapitre (chapitre I) consiste en un état des connaissances portant principalement sur les mouvements actifs du

zooplancton. On y retrouve un résumé des connaissances portant sur les facteurs biotiques et jusqu'à un certain point abiotiques susceptibles d'influencer la distribution du zooplancton. Ce chapitre prépare en quelque sorte à l'explication des résultats obtenus. Les chapitres deux, trois et quatre couvrent chacun un volet des grands objectifs décrits plus tôt. Le chapitre deux (II) se concentre sur l'identification et la description de la structure spatiale horizontale du zooplancton au cours de la journée. Il s'agit de vérifier d'abord s'il est possible d'identifier et de décrire la structure spatiale à l'aide de la variographie et ensuite de vérifier si cette description change dépendamment du moment de la journée (matin, midi, soir, nuit). Le chapitre trois (III) pousse un peu plus loin les objectifs du chapitre II en y ajoutant la description de la structure spatiale au cours de l'été. Par contre l'objectif premier du chapitre III est d'identifier les processus et paramètres pouvant expliquer la structure spatiale du zooplancton et de séparer l'apport des variables biotiques par rapport aux variables abiotiques. Ce chapitre permet de détailler les l'influence des différents processus explicatifs dans le temps mais aussi selon la taille du zooplancton. Enfin le chapitre quatre (IV) consiste en une étude exploratoire de la distribution verticale du zooplancton. L'objectif visé ici est de relier la distribution du zooplancton et ses variables explicatives sur le plan horizontal avec la distribution verticale du zooplancton.



## CHAPITRE I

### ÉTAT DES CONNAISSANCES

#### 1.1 Introduction

La distribution du zooplancton dans les lacs est loin d'être uniforme. En fait cette distribution varie dans le temps et dans l'espace et ce à différentes échelles. Plusieurs études portent sur la distribution spatiale (Masson et al., 2004), temporelle ou spatio-temporelle du zooplancton (Fernandez-Rosado et Lucena, 2001). L'échelle utilisée dans ces études est généralement très grande. Ainsi Masson et al. (2004) ont comparé 25 lacs du sud du Québec afin d'isoler les facteurs influençant deux critères précis : la structure de taille et la biomasse du zooplancton présent dans ces lacs. Ces deux critères sont par la suite utilisés pour évaluer l'hétérogénéité spatiale des communautés zooplanctoniques rencontrées dans les 25 lacs. L'échelle spatiale utilisée est alors constituée du sud du Québec entier. Fernandez-Rosado et Lucena (2001) ont fait quelque chose de similaire mais au niveau du temps. Ils ont comparé la distribution spatiale du zooplancton sur un an, au rythme d'un échantillon par quinze jours. Dans ces deux cas, la forte taille de l'échelle utilisée ne permet pas de saisir les nuances locales et journalières de l'hétérogénéité spatio-temporelle et ainsi toute sa complexité. C'est à cette conclusion qu'en viennent Masson et al. (2004). L'échelle spatiale a une forte influence sur l'importance que prennent les processus abiotiques et biotiques par rapport à la distribution du zooplancton. En ce sens, les processus abiotiques expliquent majoritairement l'hétérogénéité lorsque l'on considère une grande échelle spatiale tandis que ce sont les processus biotiques qui prennent le dessus à plus petite échelle spatiale (Pinel-Alloul, 1995; Thackeray et al., 2004).



La structure spatio-temporelle est fonction des mouvements du zooplancton. Ces mouvements peuvent être passifs ou actifs. Les mouvements passifs du plancton sont causés par la circulation de l'eau et varient avec la stabilité de la colonne d'eau. La combinaison courants et vents de même que les périodes de brassage des eaux sont les principaux responsables de ce premier type de mouvements (Fernandez-Rosado et Lucena, 2001). Dans la littérature, le terme migration est utilisé pour décrire le déplacement actif et cyclique du zooplancton en réponse aux pressions de l'environnement dans lequel il évolue. Bien que la présente étude couvre ces deux types de mouvements, l'état des connaissances qui suit portera principalement sur les déplacements actifs du zooplancton. Ces derniers mettent en évidence les choix comportementaux du zooplancton et il est attendu qu'ils jouent un rôle important pour structurer le zooplancton dans la baie Verte du lac Memphrémagog.

## 1.2 Le comportement migratoire

Le comportement de migration cyclique est observé dans toutes les grandes formes de zooplancton et ce, dans les écosystèmes d'eau douce comme dans les écosystèmes d'eau salée (Putzeys et Hernandez-Leon, 2005). Certains vont même jusqu'à faire le rapprochement entre la migration du zooplancton et celle des oiseaux, puisque les deux arrivent périodiquement en réponse à des conditions environnementales adverses (Ringelberg, 1993a). Il est généralement et majoritairement reconnu que la migration du zooplancton a lieu en réponse à la pression de prédation exercée par les prédateurs invertébrés comme *Chaoborus* spp., *Leptodora kindtii* et *Ischnura* spp. (Burks *et al.*, 2002; Van de Meutter *et al.*, 2004; Van de Meutter *et al.*, 2005) et par les prédateurs vertébrés, les poissons, selon leur régime alimentaire aux différents stades de vie (White, 1998; Lauridsen *et al.*, 1999; Romare *et al.*, 2003). Par conséquent ce n'est pas toute la communauté zooplanctonique qui est sujette à effectuer des migrations, mais plutôt les espèces ciblées par les prédateurs nommés ci-dessus. Ces prédateurs comme les poissons planctonivores, chassent généralement à vue. Leurs proies de prédilection sont donc les grosses formes de zooplancton aisément discernables (Lampert, 1993; Masson *et al.*, 2001).

Une seconde condition à l'adoption du comportement migratoire est sans conteste son coût par rapport au risque d'être dévoré. En effet, les formes de zooplancton à capacité natatoire limitée (ce qui demande beaucoup d'effort) auront avantage à utiliser une autre stratégie d'évitement des prédateurs. Ainsi White (1998) a observé que le genre *Bosmina* en région littorale a tendance à se maintenir en zone épibenthique le jour, ce qui a probablement un rapport coûts bénéfice plus avantageux que de faire l'entière migration horizontale vers la zone pélagique. White rapporte aussi que des essaims de *Bosmina* ont déjà été observés en zone littorale. Il a été posé comme hypothèse que cette conformation aide à confondre les prédateurs visuels. Là encore il y a un exemple de comportement alternatif à la migration chez un genre présentant une capacité natatoire limitée. En terme de capacité natatoire, les copépodes sont les champions, suivis des cladocères, les rotifères sont bons derniers (White, 1998). Bien qu'ayant des vitesses de nage comparable, les *Daphnia* et les *Bosmina* présentent des stratégies d'évitement des prédateurs différentes. Toujours selon White (1998) les daphnies, beaucoup plus grosses et évidentes pour un prédateur, vont être gagnantes à adopter un comportement migratoire plutôt que de tenter de rester en surface comme le font les *Bosmina*. On a alors un parfait exemple de la balance coût bénéfice comme condition à l'adoption du comportement migratoire.

Finalement il a été remarqué que comme dans le cas des oiseaux, ce ne sont pas toutes les espèces et tous les individus au sein d'une même espèce qui font la migration. La part du génotype dans le comportement de migration a été particulièrement étudié chez les daphnies et ce pour la migration verticale journalière seulement (De Meester, 1993; Loose, 1993; Müller et Seitz, 1993; Spaak et Hoekstra, 1993) ce qui serait discuté plus en détail dans la section qui suit.

Il existe deux grandes formes de migration. La première a avoir été découverte, et donc la mieux connue et étudiée, est la migration verticale journalière ou « diel vertical migration » (DVM). La plus récemment observée est la migration horizontale journalière ou « diel horizontal migration » (DHM). Beaucoup moins d'études ont été faites à son sujet. Étant

donné que les deux modes migratoires semblent étroitement liés, il sera rapidement question de la DVM avant d'aborder la DHM.

### 1.2.1 La migration verticale journalière (DVM)

La publication d'un concept expliquant la migration verticale journalière remonte aussi loin que 1926 (Russel, 1926). À cette époque, la DVM était décrite comme étant un moyen par lequel le zooplancton pélagique se maintenait à une luminosité optimale dans la colonne d'eau. Il fallut attendre le dernier quart du siècle pour que l'engouement autour de la DVM reprenne et que l'on recherche les facteurs et les mécanismes la réglant (Ringelberg, 1993a). Le terme migration verticale journalière est couramment utilisé pour définir le déplacement du zooplancton dans la colonne d'eau suivant un cycle circadien. La plupart du zooplancton se retrouve alors juste sous la thermocline ou au début de l'hypolimnion pendant le jour et dans l'épilimnion la nuit venue (Pennack, 1978; Ringelberg, 1993a). Malgré tous les efforts qui y ont été consacrés, la DVM garde ses zones sombres. Beaucoup d'expériences et de constatations ont été faites mais il existe très peu de travaux d'intégration des acquis, sinon le compte rendu du Symposium International sur la migration verticale du zooplancton tenue à Lelystad (Ringelberg, 1993a). De ce symposium, il ressort que la DVM est directement influencée par la prédation, la luminosité, la génétique des individus et la disponibilité des ressources de nourriture. Angeli *et al.* (1995) abondent aussi dans ce sens.

#### 1.2.1.1 Prédation et DVM

L'évitement des prédateurs est la stratégie privilégiée par la DVM. Il s'agit en fait de l'hypothèse généralement acceptée pour expliquer les mouvements migratoires verticaux (Lampert, 1993). Cette hypothèse, mieux connue sous le terme « visual predation-avoidance hypothesis », avance que le zooplancton quitte l'épilimnion pendant le jour pour éviter d'être repéré par les prédateurs, ce qui permet de diminuer le risque de mortalité dû au fait que les

prédateurs planctonivores sont généralement chasseurs à vue (Kozhov, 1963). Plusieurs observations renforçant cette hypothèse ont été rassemblées par Lampert (1993). (1) Le zooplancton remonte dans la colonne d'eau en soirée et redescend à l'aube évitant ainsi la lumière qui trahirait sa présence aux prédateurs. (2) Les groupes de zooplancton les plus visibles tels que les individus très colorés ou les femelles portant des œufs sont reconnus pour faire une migration verticale de plus forte amplitude. Étant plus facilement repérables par les prédateurs potentiels, ces groupes de zooplancton évitent d'autant plus la zone éclairée de la colonne d'eau. (3) L'amplitude de la DVM varie selon les propriétés de l'eau (Wissel et Ramacharan, 2003). Plus l'eau est claire, plus la capacité de détection des prédateurs s'affine et plus le zooplancton doit descendre profondément dans la colonne d'eau le jour. (4) L'amplitude de la migration varie selon l'abondance et le degré d'activité des prédateurs (Loose, 1993). (5) En cas de gradient thermique faible et de nourriture abondante en eaux profondes, le zooplancton reste en zone sécuritaire et évite de migrer, ce qui ne lui serait pas énergétiquement profitable dans ce cas. C'est ce qui a été observé dans certains lacs très eutrophiques exposés au vent. De toute évidence le zooplancton tend à éviter les prédateurs. Ces derniers exsudent des signaux chimiques (kairomones) ou « chemical cues » et c'est leur concentration dans l'eau qui stimule la DVM (Loose, 1993).

#### 1.2.1.2 Luminosité et DVM

La lumière est un facteur très important de la DVM. En effet, si les signaux chimiques dégagés par les prédateurs suffisent à préparer le zooplancton à la migration, ce sont les variations de l'intensité lumineuse qui la gèrent (Ringelberg, 1991). Les kairomones libérées par les poissons ne joueraient que le rôle d'alarme pour le zooplancton (Ringelberg, 1993b). Elles ne donnent aucune indication sur la direction ou l'orientation. Le rôle directeur serait plutôt joué par la lumière via le comportement phototaxique du zooplancton. De plus, il a été observé que la phototaxie chez des individus hybrides de *Daphnia hyalina* x *galeata* augmente en présence d'exsudats de jeunes perches (*Perca fluviatilis*) (Ringelberg, 1991). Or cette augmentation de la phototaxie ne se traduit pas par une augmentation de la perception

sensorielle de la lumière mais plutôt dans le pourcentage d'individus entreprenant la DVM et la vitesse à laquelle ils la font (Ringelberg, 1993b). Il devient alors évident que la lumière et la prédation sont deux facteurs étroitement liés et modulés par le génotype des daphnies qui y sont sujettes.

### 1.2.1.3 Génétique des individus et DVM

Comme mentionné précédemment il est de plus en plus accepté que le polymorphisme génétique et la plasticité phénotypique soient d'importants processus gérant la DVM. Le génotype des daphnies a une très forte influence sur leur réaction aux deux facteurs principaux de la DVM développés précédemment : la prédation et la luminosité. D'abord la réponse à la prédation est modulée par le génotype via la sensibilité de réaction à la détection des kairomones produites par un prédateur. C'est du moins ce que suggèrent les résultats obtenus par Loose (1993) dans une étude de la DVM en fonction de l'abondance de prédateurs vertébrés. Une conclusion similaire a été obtenue avec une expérience montrant les différentes réactions des divers clones de daphnies à la présence de facteurs chimiques relâchés par un prédateur (Dodson, 1988) ainsi qu'avec une étude sur la distribution verticale des différents génotypes de *Daphnia magna* (De Meester, 1993). Ensuite il a été trouvé que les réactions phototaxiques sont différentes d'une variété de clones de *Daphnia magna* à l'autre et que ces réactions sont fortement héréditaires (De Meester et Dumont, 1988; De Meester, 1991). Il en résulte que la distribution verticale pendant le jour est hautement dépendante du génotype de *Daphnia magna* (De Meester, 1993) ce qui a un effet direct sur l'ampleur de la DVM. Il en ressort que le polymorphisme génotypique et la plasticité phénotypique ont une influence fondamentale sur la DVM en façonnant la réaction intraspécifique des divers clones de daphnies en réponse aux deux facteurs fondamentaux de la DVM que sont la présence de prédateurs et la luminosité. L'ampleur de la DVM varie alors entre les différentes espèces mais aussi à travers une même espèce.

#### 1.2.1.4 Disponibilité des ressources et DVM

Finalement la disponibilité des ressources de nourriture joue un rôle modulateur sur la DVM. L'abondance de nourriture fait varier la réponse à la présence de prédateurs ainsi que la réponse phototaxique. Par exemple, il a été remarqué que l'initiation du comportement de DVM peut être retardée d'un mois pendant une période de faible concentration de chlorophylle suivant des températures plus froides que la normale en début d'été et ce, même en présence des jeunes perches de l'année (Flik et Ringelberg, 1993). Ce qui pousse à conclure au fort pouvoir inhibiteur du manque de ressources sur la DVM. D'autre part, il a aussi été remarqué que lorsque la concentration de nourriture tombe sous le niveau optimal, la distribution verticale du zooplancton est plus dispersée et moins dépendante du génotype (De Meester, 1993). La réponse phototaxique est alors moins nette. Ainsi, il est vérifié qu'une abondance sous-optimale de nourriture augmente la dispersion verticale et par le fait même diminue le comportement de DVM. Par contre, il n'a pas été fait de même pour la combinaison abondance sous optimale de nourriture et présence de kairomones. On ne sait alors pas de façon certaine si c'est seulement la réponse phototaxique qui diminue quand le zooplancton est affamé ou si c'est plutôt la réponse à la présence de kairomones qui diminue. Dans un souci de précaution, on s'en tient à la conclusion générale selon laquelle l'ampleur de la DVM est influencée par la présence des ressources.

#### 1.2.2 Migration horizontale journalière (DHM)

La migration horizontale journalière est le pendant horizontal de la migration verticale journalière. Elle décrit le déplacement du zooplancton de la zone littorale où il passe le jour vers la zone pélagique où il passe la nuit (Davies, 1985; Burks et al., 2002; Wojtal et al., 2003). Les premières observations de migration horizontale journalière du zooplancton ont été faites au milieu des années quatre-vingt. Ces premières preuves de la DHM ont généralement été mises à jour dans de petits plans d'eau, ce qui facilitait une vision globale du phénomène. Par exemple, Davies (1985) a observé la DHM dans des carrières de gravier



abandonnées et inondées, alors qu'il s'intéressait plutôt au cycle vital des cyclopoides. Depuis, l'étude du comportement de migration horizontale du zooplancton est fortement associée aux étangs et petits lacs eutrophes (Burks et al., 2002; Romare et al., 2003). Cette tendance pourrait s'expliquer par la définition de la DHM par rapport à la DVM. En lac peu profond, le zooplancton ne peut chercher refuge sous la thermocline puisque le lac en est dépourvu. Dans l'impossibilité d'effectuer une migration verticale, il est attendu que le zooplancton tentera de s'abriter ailleurs comme dans les macrophytes. À défaut de procéder à la DVM, il optera donc pour la DHM (Burks et al., 2001). Or cette limitation de la profondeur est aussi vraie dans la zone littorale et les régions peu profondes des lacs plus imposants mais la DHM a été peu étudiée dans ces derniers sinon par White (1998) et Wojtal et al. (2003). Il semble alors que la DHM soit beaucoup plus commune que ce qui est supposé.

Étant donné le lien étroit entre DHM et DVM, il est donné de penser que les facteurs d'influence de la DHM auront des points communs avec ceux de la DVM. En effet le motif numéro un des mouvements migratoires, qu'ils soient horizontaux ou verticaux, est de limiter l'impact de la prédation. Dans le premier cas le zooplancton vise à trouver refuge dans les macrophytes et dans le second cas l'abri est la noirceur des eaux profondes (Burks *et al.*, 2002). Le deuxième facteur en importance pour la DHM est bien évidemment la présence de macrophytes. La disponibilité des ressources de nourriture est aussi un facteur à considérer pour la DHM. Les facteurs abiotiques influençant la DHM sont cependant plutôt différents de ceux ayant un impact sur la DVM. Le plus important étant le vent et les courants mais on soulève aussi la question de l'importance de la lumière et de la température de l'eau. Enfin on pourrait croire que le génotype aurait un rôle aussi déterminant dans la DHM que la DVM. La vérité est que jusqu'à maintenant rien n'a été fait sur ce sujet. L'influence du génotype sur la DHM reste donc inconnue.

### 1.2.2.1 Prédation et DHM

La distribution horizontale du zooplancton est fortement influencée par celle des prédateurs. Contrairement au plan vertical où la distribution de la prédation est relativement constante avec la majorité de la prédation s'effectuant dans la zone euphotique pendant le jour, la distribution de la prédation sur le plan horizontal est énormément variable. Il existe deux grands types de planctonivores : le premier groupe, les vertébrés planctonivores, est constitué par les poissons planctonivores et le second groupe, les invertébrés planctonivores, comprend par exemple les Chaoboridés, *Leptodora kindtii*, *Bythotrephes cederstroemi* et les larves d'Odonates. Ces deux grands types de planctonivores sont sous-divisés selon leur habitat de prédilection, le milieu littoral ou pélagique (Burks *et al.*, 2002). Il ne reste alors aucune zone de parfaite sûreté pour le zooplancton. Ce dernier se déplace alors suivant le gradient de prédation (White, 1998).

Le gradient de prédation est hautement variable d'un lac à l'autre ce qui entraîne divers types de réponses allant de l'absence totale de DHM à la DHM inverse. De nombreux éléments peuvent influencer le poids de la pression exercée par les différents groupes de prédateurs sur le comportement de migration horizontale du zooplancton. D'abord ce qui concerne les poissons. L'impact de prédation des poissons planctonivores (littoraux et pélagiques) est nettement plus élevé que celui des invertébrés planctonivores (Burks *et al.*, 2002). Ceci est généralement reconnu pour les lacs peu profonds, mais ce pourrait être l'inverse dans les lacs plus profonds (Wissel et Benndorf, 1998). Or la distribution et l'abondance des poissons planctonivores sont fortement influencées par la présence du second niveau trophique que constituent les poissons piscivores. Ces derniers sont à considérer en milieu pélagique puisqu'ils limitent les poissons planctonivores à la zone littorale pendant la journée ce qui se traduit souvent par une DHM inverse (White, 1998; Nurminen et Horppila, 2002). Le zooplancton est alors en milieu pélagique pendant la journée et en milieu littoral pendant la nuit. Dans le cas contraire où le poisson piscivore est en zone littorale (par exemple un brochet), les poissons planctonivores se maintiennent en milieu pélagique pendant le jour ce qui fait glisser le gradient de prédation favorable à la



DHM afin de permettre au zooplancton d'aller s'abriter dans la zone de moindre prédation que constitue dans ce cas la zone littorale (Burks *et al.*, 2002). La distribution et l'abondance des poissons planctonivores dans un milieu peuvent aussi être influencées par les cycles vitaux des poissons et le moment de l'année (Winfield, 2004). Ainsi les jeunes perchaudes, *Perca flavescens* éclosent en zone littorale, se dirigent ensuite en zone pélagique où elles s'alimenteront de zooplancton jusqu'à atteindre environ 25 mm (Whiteside *et al.*, 1985). Cette taille-seuil atteinte, elles retourneront en milieu littoral où elles continueront à s'alimenter de cladocères tout en ajoutant quelques insectes à leur régime (Fortin A. L., UQAC, comm. pers.). La pression de prédation constituée par les 0+ de perchaude est alors dynamique dans le temps et par conséquent peut aussi l'être la DHM. Quant aux invertébrés, ils sont très certainement responsables de l'impact de prédation le plus élevé dans les lacs sans poissons (Vanni, 1988). Dans ce type de lac, seule l'interaction entre les prédateurs invertébrés littoraux et pélagiques influence la direction de la pression de prédation (Van de Meutter *et al.*, 2005). La pression de prédation exercée par les invertébrés planctonivores en milieu littoral est à considérer avec intérêt. En effet, un bon nombre de ces invertébrés font des macrophytes leur terrain de chasse de prédilection (Burks *et al.*, 2002). Il peut alors devenir rapidement désavantageux pour le zooplancton de procéder à la DHM. En bref, la direction et l'intensité du gradient de prédation sont fortement variables d'un lac à l'autre ainsi qu'au sein d'un même lac. Cette variation s'explique par l'assemblage trophique du lac et les différentes phases du cycle vital des planctonivores présents.

#### 1.2.2.2 Macrophytes et DHM

Par la couverture qu'ils offrent, les macrophytes sont largement utilisés comme refuge par la faune d'eau douce. Le zooplancton y trouve un abri contre la prédation visuelle pendant le jour lorsque l'intensité de la prédation est concentrée en zone pélagique (Davies, 1985; Wojtal *et al.*, 2003). Comme mentionné précédemment, il peut aussi arriver que ce soit plutôt les jeunes poissons (0+) qui utilisent la couverture des macrophytes pour fuir la prédation ou encore certains invertébrés aquatiques qui s'en servent comme terrain de chasse.

Le comportement adopté par les daphnies dans ce dernier cas sera l'évitement de la zone littorale ou « shore avoidance » (Hutchinson, 1967). Ce comportement est automatiquement adopté en l'absence de prédateurs puisque certains macrophytes comme *Elodea canadensis* relâchent des composés chimiques réduisant la croissance des daphnies (Burks *et al.*, 2000) et d'autres, comme *Nuphar lutea*, sécrètent du résorcinol qui peut causer la mort des daphnies qui y sont exposées pendant une période prolongée (Sütfeld *et al.*, 1996). Ainsi pour que les daphnies utilisent les macrophytes comme refuge lors de la DHM, les désavantages de rester à la vue des prédateurs doivent surpasser ceux des effets à long terme des substances chimiques relâchées par les macrophytes et celui de s'exposer aux planctonivores embusqués dans les macrophytes.

#### 1.2.2.3 Disponibilité des ressources de nourriture et DHM

Il a été mentionné plus tôt que le taux d'alimentation et la quantité de nourriture module l'ampleur de la migration journalière verticale. Bien qu'importante, la disponibilité du phytoplancton joue un rôle beaucoup moins dominant dans la migration journalière horizontale car si une limitation de l'abondance du phytoplancton peut diminuer l'ampleur de la DVM, il en est tout autrement pour la DHM qui peut voir son ampleur augmenter quand le phytoplancton comestible se fait rare (Wojtal *et al.*, 2003). Une telle différence s'explique par la présence de sources alternatives de nourriture comme le périphyton et les bactéries à travers les peuplements de macrophytes (Burks *et al.*, 2002). Il existe alors quelques sources alternatives de nourriture pour le zooplancton effectuant la DHM lorsque l'abondance du phytoplancton diminue. La disponibilité de la nourriture est alors un point moins critique que pour la DVM mais reste tout de même importante. Dans le modèle général de migration suggéré par White (1998), la migration se fait en suivant le gradient de prédation à l'aube et en suivant le gradient de concentration de nourriture au crépuscule (figure 1.1). En DHM, l'abondance de la nourriture ne module non pas la migration dans son amplitude comme c'est le cas en DVM mais plutôt dans sa direction via le gradient de nourriture (White, 1998).

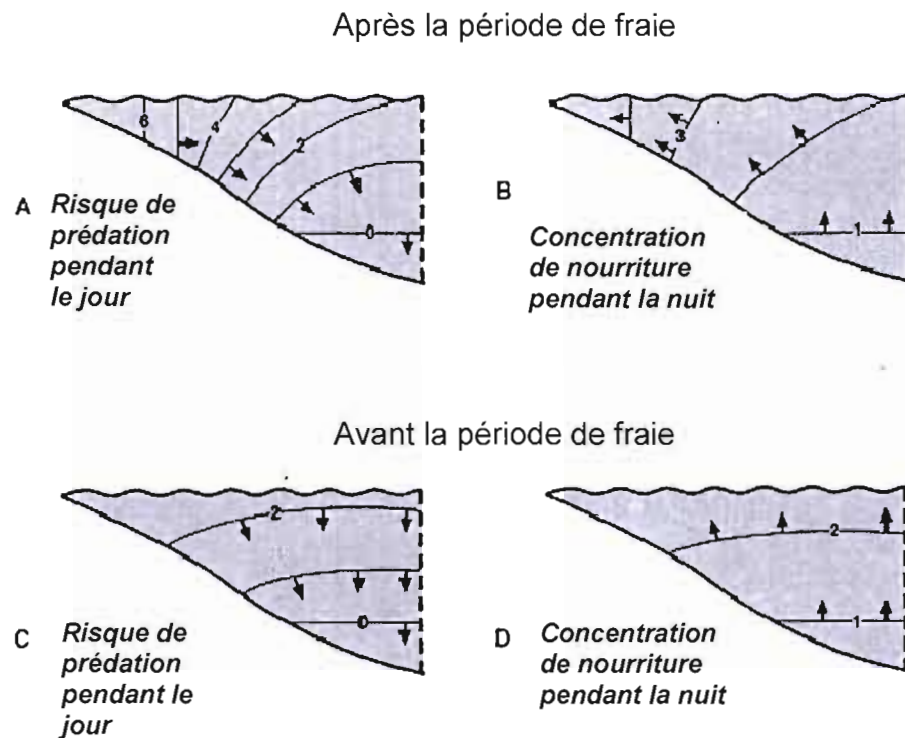


Figure 1.1 Modèle général de migration suggéré par White (1998). Les unités représentent des unités arbitraires de risque de prédation et de concentration de nourriture et les directions optimales de la migration sont décrites par les flèches

#### 1.2.2.4 Facteurs abiotiques et DHM : courants et vents, luminosité et température de l'eau

Les effets des différents facteurs abiotiques sur la migration journalière horizontale du zooplancton sont très peu documentés en comparaison avec ceux des facteurs biologiques. Les plus importants comme les courants et vents, la lumière et la température sont ici rapidement abordés.

La question des courants et vents est épineuse. Certaines revues et études ne considèrent en aucun temps les vents et courants sur la distribution horizontale du zooplancton sans que cela n'affecte de façon importante l'interprétation des données (White, 1998; Burks *et al.*,

2002). D'autres au contraire leur accorde une importance plus que dominante (Fernandez-Rosado et Lucena, 2001; Thackeray *et al.*, 2004). La question des courants et des vents n'a encore jamais été traitée avec les autres facteurs susceptibles d'influencer la DHM. Le présent projet de recherche vise à combler une part des lacunes à ce sujet. De ce qui est connu jusqu'à maintenant, il ressort deux éléments à considérer. D'abord la topographie du lieu. Un tout petit lac dans un corridor de vent sera plus sujet au brassage qu'un lac bien abrité dans une vallée. Ensuite l'échelle considérée par l'étude. À petite échelle spatiale, les processus biotiques tels que la présence de prédateurs sont responsables de l'agrégation du zooplancton. À plus grande échelle, ce sont les facteurs abiotiques tels que le vent qui prennent le dessus pour façonner la répartition spatiale du zooplancton (Masson *et al.*, 2004; Thackeray *et al.*, 2004). La distribution spatio-temporelle du zooplancton sera vraisemblablement le fruit de l'ensemble de ces facteurs.

La lumière, facteur si important en DVM, n'a qu'un moindre rôle à jouer en DHM. Essentiellement à cause du fait qu'il y a peu de variation horizontale de l'intensité lumineuse. L'orientation du mouvement migratoire se fait plutôt suivant les gradients de prédation et de concentration de nourriture plutôt que par phototaxie négative (White, 1998).

Enfin l'effet de la température, élément crucial de tous les niveaux de l'écologie du zooplancton, sur la DHM n'est que vaguement considérée. Dans leur revue de littérature, Burks *et al.* (2002) s'attendent à un impact de l'eau plus chaude en zone littorale par rapport en milieu pélagique mais très peu sinon aucune étude ne permet de le vérifier de façon satisfaisante.

#### 1.2.2.5 Génétique des individus et DHM

On ne peut terminer le portrait des facteurs d'influence de la DHM sans faire mention du pressenti effet du génotype. Il a été vu un peu plus tôt que le polymorphisme génotypique et la plasticité phénotypique des daphnies d'une même espèce entraînait des variations dans

l'adoption et l'application du comportement de DVM en faisant varier la réponse des individus aux kairomones relâchés par les prédateurs (Dodson, 1988; Loose, 1993) et à la lumière (De Meester et Dumont, 1988; De Meester, 1991; De Meester, 1993). Puisque la prédation est un facteur dominant en DHM, comme c'est le cas en DVM, et que les kairomones relâchées par les prédateurs stimulent aussi la DHM du zooplancton (Burks *et al.*, 2001), il est vraisemblable que l'ampleur de la DHM soit variable entre différentes espèces ainsi qu'à travers une même espèce. Il n'existe jusqu'à maintenant aucune étude mettant en relation DHM et génotype permettant de confirmer de telles suppositions.

En résumé il est tout à fait évident que la DHM est beaucoup moins connue que la DVM. À la lumière des connaissances actuelles sur le sujet, il ressort que les deux principaux facteurs influençant la DHM sont la prédation et la présence de macrophytes dans un lac. En second ordre on retrouve la disponibilité du phytoplancton, les vents et les courants, la lumière et la température de l'eau. Enfin il est permis de penser que la diversité génotypique telle qu'étudiée chez différents groupes de *Daphnia* dans le cadre de la DVM pourrait aussi avoir une influence sur la DHM.

## CHAPITRE II

### ÉTUDE PRÉLIMINAIRE : IDENTIFICATION ET DESCRIPTION DE LA STRUCTURE SPATIO-TEMPORELLE DU ZOOPLANCTON

#### 2.1 Introduction

L'écologie est une science qui étudie les relations entre les organismes et leur environnement. Or ces deux composantes se situent dans un contexte spatial. C'est-à-dire que les organismes évoluent dans l'espace. Ceci est flagrant pour les organismes dotés d'un mode de locomotion, mais s'illustre plutôt d'une génération à l'autre dans le cas d'organismes fixes comme les plantes. Quant à l'environnement, il est constitué aussi bien des conditions physiques que des conditions biologiques du milieu. Ses caractéristiques changent suivant les contraintes apportées aux conditions édaphiques selon le lieu observé mais aussi selon les déplacements des organismes formant les conditions biologiques. L'idée que l'espace joue un rôle important pour structurer les écosystèmes est généralement bien établie comme le rappellent Legendre et Fortin (1989). Conséquemment il s'avère absolument nécessaire d'inclure la structure spatiale des données biologiques aux études écologiques. Or le pas entre la théorie et la pratique est toujours plus long à franchir et ce n'est que quelques années plus tard que l'on a commencé à concevoir comment considérer la structure attribuable à l'espace en écologie. On retrouve notamment la structure et l'autocorrélation spatiale (Legendre, 1993) et l'hétérogénéité spatiale (Pinel-Alloul, 1995). Depuis lors, les méthodes permettant de considérer les variables spatiales se sont grandement améliorées rendant plus facile l'ajout de l'espace aux données écologiques (Legendre et Fortin, 1989; Borcard *et al.*, 1992; Borcard et Legendre, 2002; Borcard *et al.*, 2004).

### 2.1.1 Structure et hétérogénéité spatiale

On retrouve dans la littérature deux notions décrivant une réalité similaire : la structure spatiale et l'hétérogénéité spatiale. La structure spatiale est attribuable à divers types de processus agissant ensemble ou séparément. Le premier, l'*autocorrélation*, est le résultat de l'influence de plusieurs sites  $i$  sur un site  $j$ . Ainsi deux valeurs pour des sites rapprochés seront plus (autocorrélation positive) ou moins (autocorrélation négative) ressemblantes que les valeurs obtenues de façon aléatoire pour les mêmes sites. Le second, la *dépendance spatiale*, est le résultat de quelques variable explicative présentant elle-même une structure spatiale (Legendre et Legendre, 1998). À cela peut s'ajouter l'interaction de l'autocorrélation présente dans les différentes variables sujettes à influencer le phénomène étudié (Peres-Neto P. UQAM, comm. pers.). L'*hétérogénéité spatiale* est séparée en deux composantes. D'abord l'*hétérogénéité mesurée* consiste à la quantification de l'hétérogénéité sans considération pour les processus qui la génère. Elle représente l'hétérogénéité telle qu'observée. L'hétérogénéité fonctionnelle est plutôt due aux interactions entre les organismes et leur environnement (Kolasa et Rollo, 1991; Dutilleul et Legendre, 1993; Pinel-Alloul, 1995). Conséquemment il est possible d'associer autocorrélation à hétérogénéité mesurée ainsi que dépendance spatiale à hétérogénéité fonctionnelle. Étant donné que le terme hétérogénéité en écologie peut prendre de multiples définitions (Kolasa et Rollo, 1991; Dutilleul et Legendre, 1993), nous nous bornerons à utiliser distribution ou structure spatiale.

### 2.1.2 Échelle

L'échelle, qu'elle soit spatiale ou temporelle, est une notion importante à prendre en considération en recherche (Pinel-Alloul et Ghadouani, 2007). Elle doit être appropriée au patron que l'on cherche à mettre en évidence. En effet, la structure spatiale détectée dépend directement de l'étendue de l'aire de l'étude tout comme de sa définition (unité d'échantillonnage). Les études se penchant sur les processus à petite échelle vont souvent révéler plus de détails concernant les mécanismes biologiques sous-jacents aux patrons

existants alors que les généralisations seront plutôt mises en évidences par les études portant sur plus grande échelle (Wiens, 1989).

La distribution spatiale du zooplancton est gérée par un ensemble de facteurs abiotiques et biotiques. La dominance de l'effet de l'un de ces deux groupes de facteurs par rapport à l'autre sur la distribution du zooplancton dépend principalement de l'échelle spatiale considérée. Le zooplancton est un cas particulier puisqu'il dispose en quelque sorte de deux niveaux d'échelle pour étudier un même processus dû à ses deux différents modes de locomotion. En effet le zooplancton peut se déplacer de façon active par natation dans la colonne d'eau en réponse aux pressions du milieu (migration journalière verticale et horizontale) sur une relativement courte distance alors qu'il peut tout simplement être transporté de façon passive avec les mouvements de la masse d'eau sur longue et courte distance. Ainsi la règle générale est qu'à petite échelle spatiale, les processus biotiques tels que la présence de prédateurs, sont responsables de l'agrégation du zooplancton (Ringelberg, 1993a; Burks *et al.*, 2002). À plus grande échelle, ce sont les facteurs abiotiques tels que le vent et les courants qui prennent le dessus pour façonner la répartition spatiale du zooplancton (Pinel-Alloul, 1995; Fernandez-Rosado et Lucena, 2001; Masson *et al.*, 2004; Thackeray *et al.*, 2004).

### 2.1.3 Question et objectifs

Le zooplancton constitue un groupe d'organismes particulièrement intéressant du point de vue de l'étude de la structure spatiale car ils sont petits, abondants et comme mentionné précédemment ils disposent de deux « modes de locomotion ». Nous avons tenté de caractériser leur structure spatiale dans une baie abritée du lac Memphrémagog, la baie Verte, afin de comprendre l'évolution de la structure du zooplancton dans l'espace et le temps, mais aussi quels types de variables influencent la structure observée. Le présent chapitre s'articule en deux volets ayant chacun leurs objectifs différents. Le premier volet cherche à quantifier ou mesurer la structure spatiale observée. L'objectif y est de dresser le portrait de la structure



spatiale du zooplancton dans la baie Verte tout au cours d'un cycle circadien, et ce, le long d'un transect horizontal. L'hypothèse posée est, en considérant que le zooplancton de la baie Verte est sujet aux mouvements actifs et passifs abordés plus tôt, la distribution du zooplancton va évoluer au cours de la journée. Le second volet veut quantifier l'influence de variables environnementales locales (température, pH, oxygène dissous, turbidité et chlorophylle) sur la répartition d'abondance des différents groupes de taille de zooplancton (300 à 400, 400 à 600, 600 à 800, 800 à 1100 et 1100 à 9999  $\mu\text{m}$  ESD).

## 2.2 Matériel et méthodes

### 2.2.1 Terrain

Le site à l'étude est une petite baie de la partie nord ouest du lac Memphrémagog, la baie Verte (45°10'N et 72°18'O). Il s'agit d'une baie oligotrophe quasi-fermée de 0,47 km<sup>2</sup>. La profondeur maximale se situe autour de 28 mètres. L'échantillonnage a eu lieu sur deux jours soit les 22 et 24 août 2005, au rythme de quatre sorties par jour à six heures d'intervalle chacune (12h, 18h, 0h, 6h nommées respectivement Jour, Soir, Nuit et Matin) de façon à avoir un portrait des différents périodes de la journée. Une sortie typique consistait à faire un transect horizontal à faible vitesse d'une rive à l'autre de la baie. Lors de ce transect, les variables zooplanctoniques et physico-chimiques étaient prises en continu. Le zooplancton prélevé à deux mètres sous la surface de l'eau à l'aide d'une pompe submersible Waterra (modèle WSP-12V-3, vitesse = 0,25 L/s) a été compté et mesuré par le Laser Optical Plankton Counter (LOPC, par Herman *et al.*, 2004, Brooke Ocean Technology Ltd, Dartmouth, Nouvelle-Écosse) monté *in situ* dans le bateau. Par souci de vérification, des échantillons de zooplancton ont été recueillis à la sortie du LOPC pour une section de chacun des transects. Au même moment, la sonde YSI Model 6600 EDS était déployée de façon fixe sur le côté du bateau de manière à prendre des mesures à toutes les secondes à la surface. Les variables ont été mesurées en continu. Il a ensuite été nécessaire de regrouper les données par tranches de 10 m de façon à obtenir une abondance de zooplancton satisfaisante tout en

conservant une bonne échelle de résolution. De retour en labo, les échantillons préservés ont été passés de nouveau au LOPC à l'aide du « lab circulator » (assure une circulation continue d'eau dans le LOPC) afin de détecter toute anomalie due aux lectures prises directement sur le terrain (détails Finlay *et al.*, 2007)

## 2.2.2 Analyses statistiques

### 2.2.2.1 Variographie

En premier lieu, nous avons mesuré la structure spatiale observée pour les données de zooplancton et les avons comparées entre les différentes périodes d'échantillonnage. L'analyse de la structure interne spatiale des données de zooplancton le long du transect a été réalisée à l'aide de semi-variogrammes générés avec le logiciel GS+ 7.0, un produit de Gamma Design Software. La formule utilisée par le logiciel pour produire les semi-variogrammes est :

$$\gamma(h) = [1/2N(h)] \sum [z_i - z_{i+h}]^2$$

où  $\gamma(h)$  est la semi-variance pour la classe d'intervalle de distance  $h$ ,  $N(h)$  est le nombre total de couples d'échantillons pour l'intervalle  $h$ ,  $z_i$  est la valeur mesurée au point  $i$  et  $z_{i+h}$  est la valeur mesurée au point  $i + h$ . Les semi-variogrammes sont grandement utilisés en géostatistique et sont de plus en plus utilisés pour l'étude de la distribution spatiale des populations biologiques. Par définition, l'utilisation du semi-variogramme permet d'établir la relation entre la variance des échantillons prélevés et la distance entre ces échantillons. La relation peut alors être utilisée comme mesure de la variabilité spatiale de la variable étudiée (Houlding, 2000). Les semi-variogrammes tout comme les corrélogrammes sont des fonctions de structures dans le sens qu'ils permettent de décrire l'autocorrélation spatiale (Legendre et Fortin, 1989).

Deux types de semi-variogrammes ont été extraits des données d'abondance transformées avec le logarithme naturel. D'abord le semi-variogramme empirique ou expérimental, tracé à partir des données récoltées sur le terrain. Ensuite le semi-variogramme théorique ajusté. Ce dernier a été obtenu en associant le semi-variogramme expérimental au modèle de semi-variogramme le plus approprié (sphérique, gaussien, exponentiel, etc.). Le modèle a alors été ajusté de façon à obtenir la somme des carrés résiduels (RSS) la plus faible possible, ce qui est garant du meilleur ajustement atteignable. Les paramètres dérivés du modèle ajusté ont été utilisés pour l'analyse de la structure spatiale.

Le semi-variogramme typique comprend trois paramètres fondamentaux et communs aux différents modèles : le plateau (*sill*,  $C + C_0$ ), la portée (*range*,  $a$ ) et la variance intrinsèque (*nugget*,  $C_0$ ) (figure 2.1). Le plateau correspond à la variance maximale. Il indique la variance à partir de laquelle une valeur n'influence plus l'autre. La portée équivaut à la distance à partir de laquelle l'autocorrélation tombe à zéro. Il s'agit du seuil de distance à partir de laquelle la valeur d'un point n'a plus d'influence sur la valeur d'un autre point ce qui marque la limite de la dépendance spatiale (Webster et Oliver, 2001). La variance intrinsèque correspond quant à elle à la variabilité inhérente et aléatoire, au bruit de fond (Houlding, 2000). Les paramètres du semi-variogramme fournissent alors des informations essentielles à la compréhension de la structure spatiale. Un semi-variogramme a été construit pour chaque sortie. Les paramètres du semi-variogrammes ont ensuite été représentés graphiquement afin de les comparer et de voir les changements dans le temps.

En somme, la première section du chapitre met l'accent sur la structure spatiale observée (ou hétérogénéité mesurée) le long d'un transect. L'outil retenu pour dresser le portrait de cette structure est le semi-variogramme. La comparaison entre les semi-variogrammes obtenus aux différents moments de la journée permet de mettre en évidence l'évolution temporelle des structures observées.

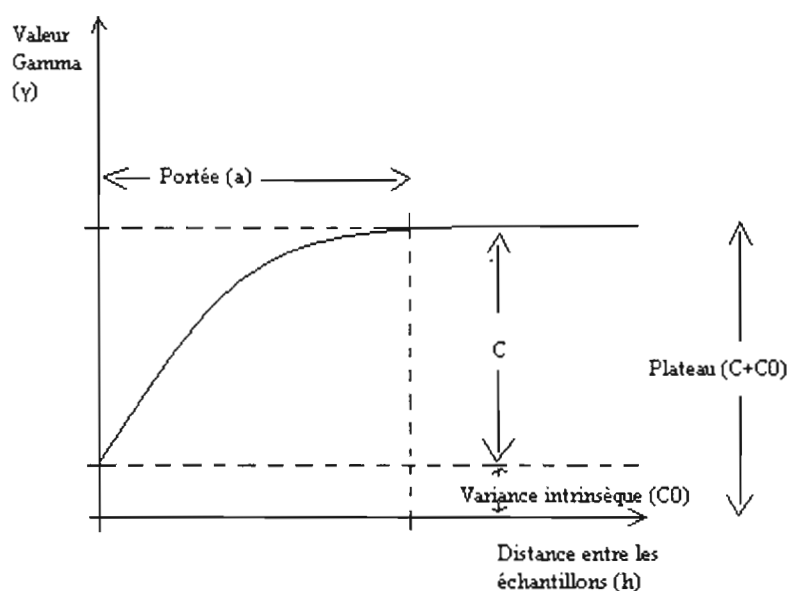


Figure 2.1: Semi-variogramme typique et ses principaux paramètres : la portée, le plateau et la variance intrinsèque.

#### 2.2.2.2 Analyses canoniques

En second lieu, nous avons tenté de quantifier l'influence des variables environnementales locales sur la répartition d'abondance du zooplancton par groupes de taille. Il s'agit en fait d'en expliquer la structure écologique. L'analyse canonique est le type d'analyse appropriée puisqu'elle permet d'analyser au moins deux groupes de variables en simultanée de façon à voir la part de l'une sur l'autre ou en autres mots de faire l'ordination des groupes de taille de zooplancton sous la contrainte des variables environnementales. Les analyses canoniques retenues sont l'Analyse Canonique de Redondance (ACR : Rao, 1964; Rao, 1973) et l'Analyse Canonique des Correspondances (ACC : ter Braak, 1986; ter Braak,

1987). Ces deux méthodes utilisant des métriques différentes, il a été jugé intéressant de faire les analyses avec les deux types d'analyses canoniques.

L'analyse canonique de redondance (Redundancy Analysis, RDA), consiste essentiellement en deux étapes. La première fait la régression de chaque variable de Y sur toutes les variables présentes en X et calcule les valeurs ajustées. La seconde consiste à faire l'analyse en composantes principales (ACP : Hotelling, 1933) de la matrice des valeurs ajustées afin d'extraire les valeurs et les vecteurs propres. Cette analyse permet l'ordination des variables réponses sous la contrainte des variables explicatives (Legendre et Legendre, 1998).

L'analyse canonique des correspondances fonctionne sensiblement de la même façon que l'analyse de redondances mis à part que l'ACC donne un poids relatif aux variables. Ce type d'analyse, tout comme l'analyse de correspondances (sa forme non canonique), est habituellement associé à des variables quantitatives ou binaires comme des données de présence/absence d'espèces (Legendre et Legendre, 1998).

Par contre, l'ACR et l'ACC ne séparent pas la part de l'environnement de la part de l'espace sur l'abondance du zooplancton. Pour palier à ce problème de taille, nous avons utilisé une matrice des Coordonnées Principales d'une Matrice de Voisinage (CPMV : Borcard et Legendre, 2002). Cette dernière permet de générer les variables spatiales nécessaires en procédant à une décomposition spectrale de l'espace. La méthode à suivre pour obtenir une telle matrice est détaillée dans Borcard et Legendre (2002) ainsi que dans l'appendice A (Borcard *et al.*, 2004). Rapidement, il s'agit de construire une matrice des distances euclidiennes entre les sites. Cette matrice est alors tronquée à un seuil défini de façon à obtenir une matrice de voisinage. Ensuite il faut analyser les composantes principales de la matrice de voisinage afin d'extraire les vecteurs propres dont on ne conservera que les positifs. Il est aussi possible de sélectionner les vecteurs propres cohérents via la sélection progressive ou autre processus éliminatoire similaire. Dans le cas présent, les vecteurs propres ont été sélectionnés progressivement de manière à ne conserver que les vecteurs

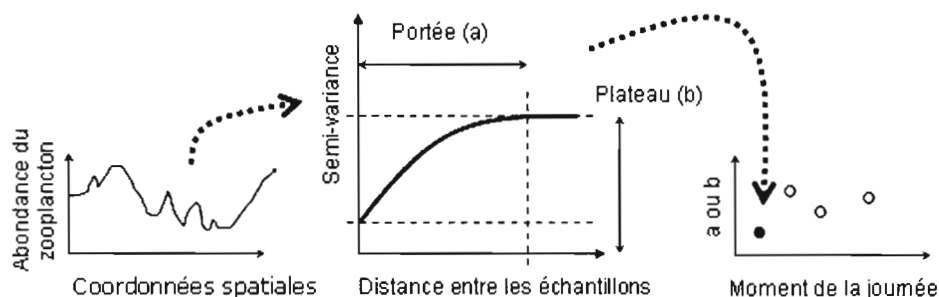
pertinents à la structure spatiale du zooplancton. Les composantes principales peuvent alors être considérées comme des variables spatiales.

La partition de la variation étendue à l'analyse canonique (Borcard *et al.*, 1992; Borcard et Legendre, 1994) permet d'analyser la relation entre la structure de taille du zooplancton, les variables environnementales mesurées et les variables spatiales. On arrive à faire la partition de la variation par analyse canonique partielle. Nous avons procédé à la partition de la variation par ACR et ACC. La partition de la variation permet de fractionner la variation de la structure de taille du zooplancton en quatre parties : [a] variation expliquée par l'environnement, [c] variation expliquée par l'espace, [b] variation expliquée par l'effet combiné de l'environnement et de l'espace (sans pour autant être leur addition) et [d] la variation résiduelle ou non expliquée par le modèle. Les différentes fractions de la variation sont exprimées en statistiques de type  $R^2$ . Il a récemment été mis en évidence l'importance d'apporter un ajustement au  $R^2$  pour les analyses canoniques de façon à ce que la statistique ne soit pas biaisée (Peres-Neto *et al.*, 2006). Il est alors de mise d'utiliser le  $R^2_{adj}$  seulement.

Mis à part l'ACC, toutes les analyses ont été effectuées à l'aide du logiciel R version 2.2.1 (2005). L'ACC a quant à elle été produite à l'aide du programme VarCan (Variation estimation and partitioning in Canonical analysis) version 1 de Pedro Peres-Neto (2005) de façon à obtenir le pourcentage de variation expliquée ajusté ( $R^2_{adj}$ ).

En résumé, les méthodes statistiques utilisées consistent d'abord en l'ACR et en l'ACC de façon à établir le lien direct entre les variables physico-chimiques que sont la température, le pH, l'oxygène dissous, la turbidité et la biomasse de chlorophylle et les variables d'abondance du zooplancton par groupe de taille. La partition de variation permet ensuite d'inclure les variables spatiales au calcul de manière à connaître la fraction de la variation attribuable respectivement à la physico-chimie et à la structure spatiale (figure 2.2).

## Volet 1: Variographie



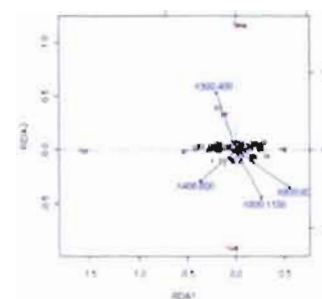
## Volet 2: Analyses canoniques

Étape 1

**Y**  
Abondance  
du  
zooplancton

**X**  
Variables  
environne-  
mentales

ACR  
ACC  
→



Étape 2

**Y**  
Abondance  
du  
zooplancton

**X**  
Variables  
environne-  
mentales

**W**  
Variables  
spatiales

**Partition  
de la variation**  
→

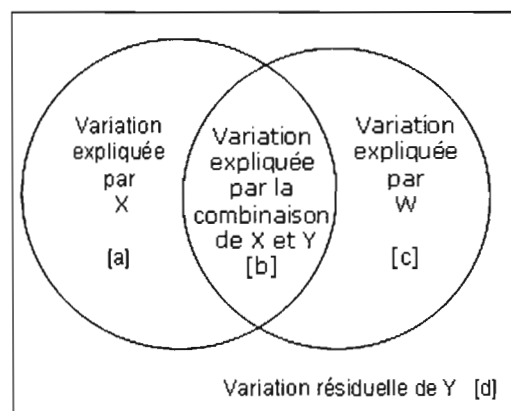


Figure 2.2 Représentation schématique des manipulations des données utilisées pour le second volet du chapitre. D'abord l'ACR et l'ACC, ensuite la partition de la variation.

## 2.3 Résultats

### 2.3.1 Variographie

La figure 2.3 montre l'ajustement du modèle théorique au semi-variogramme empirique. Les valeurs de RSS et de  $R^2$  fournies par le tableau 2.1 permettent de confirmer le bon ajustement des semi-variogrammes. En fait, l'ajustement le moins satisfaisant est obtenu dans le cas du modèle du 24 août au matin (Matin2,  $R^2 = 0,439$ ). Le semi-variogramme empirique pour cette période de la journée atteint son plateau si rapidement qu'il tient plus du modèle linéaire que du modèle exponentiel. On remarque aussi que les paires de semi-variogrammes couvrant pour une même période de la journée ont une apparence assez similaire. Exception faite des semi-variogrammes Jour1 et Jour2. Ces derniers croisent l'axe des ordonnées (variance intrinsèque) à peu près au même endroit mais la semi-variance de Jour2 augmente nettement plus rapidement que celle de Jour1. Le plateau est atteint à une distance et à une variance beaucoup plus grande au Jour2 qu'au Jour1, ainsi la dépendance spatiale cesse respectivement à 1125,3 m plutôt qu'à 427,5 m avec une variance maximale de 1,688 plutôt que 0,664. De plus, on peut voir dans les différents semi-variogrammes une variance maximale (plateau) élevée pour le jour et le soir alors que la variance maximale est beaucoup plus faible le matin. Ces observations sont appuyées par le tableau 2.1 des paramètres dérivés de chaque modèle théorique ajusté.



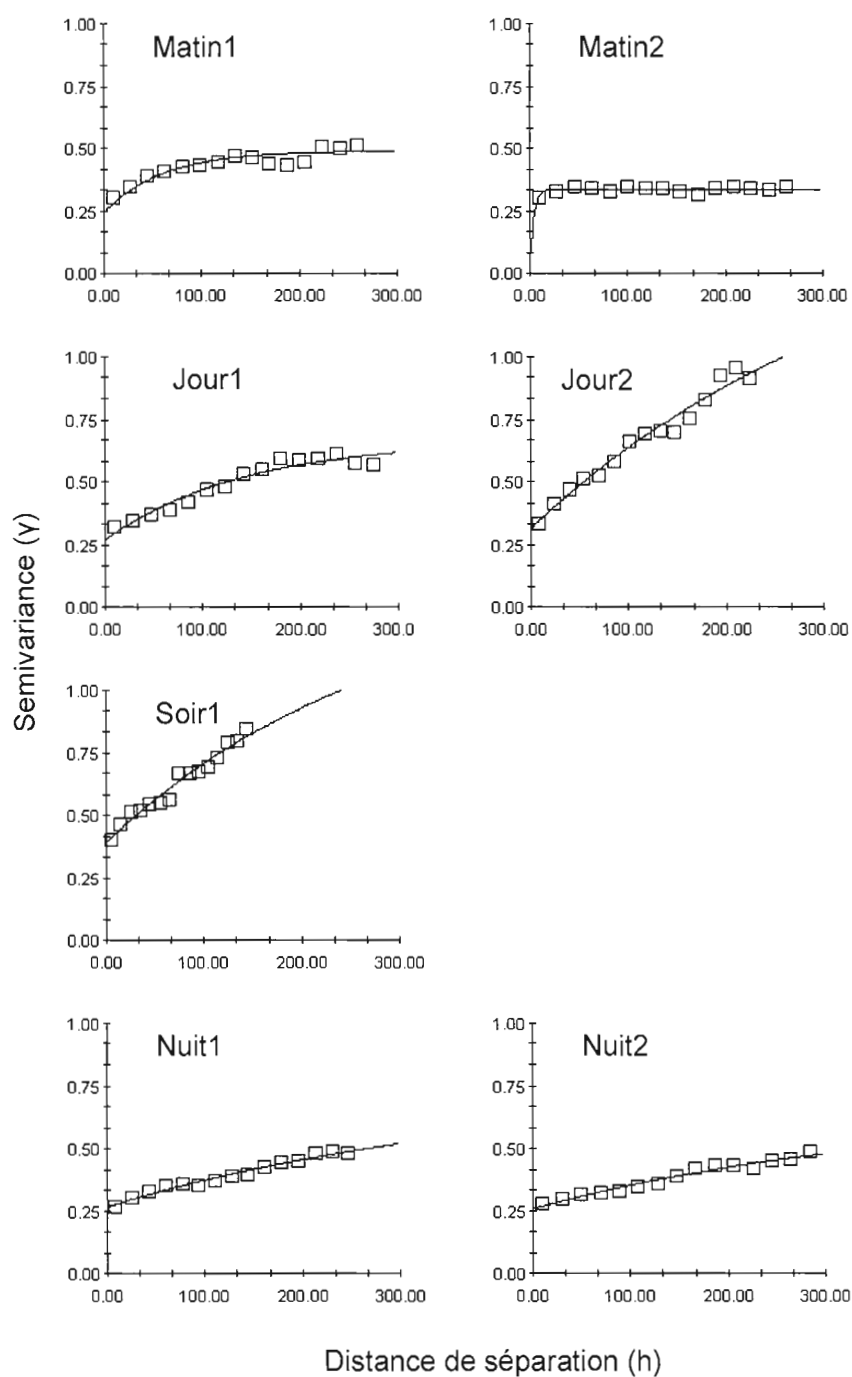


Figure 2.3 Semi-variogrammes expérimentaux (carrés vides) et théoriques (trait continu) ajustés suivant un modèle exponentiel de la variance du ln-abondance du zooplancton en fonction de la distance de séparation en mètres. Il n'a pas été possible de procéder à l'échantillonnage de la soirée du 24 août (Soir2).

Tableau 2.1  
Résumé des principaux paramètres dérivés des semi-variogrammes théoriques ajustés : la variance intrinsèque, le plateau et la portée se rapportent aux caractéristiques du semi-variogramme obtenu tandis que la somme des carrés résiduels et le  $R^2$  informent sur l'ajustement du modèle

Transect	Heure	Variance intrinsèque ( $C_0$ )	Plateau ( $C + C_0$ )	Portée (a)	Somme de carrés résiduels (RSS)	$R^2$
Jour1	12 :00	0,269	0,664	427,5	0,007621	0,946
Soir1	18 :00	0,391	1,473	873,0	0,007642	0,968
Nuit1	00 :00	0,265	0,736	1158,3	0,002144	0,640
Matin1	07 :00	0,244	0,489	184,2	0,007458	0,868
Jour2	12 :00	0,315	1,688	1125,3	0,015400	0,970
Nuit2	00 :00	0,256	0,658	1110,6	0,001971	0,968
Matin2	06 :00	0,037	0,335	12,3	0,001123	0,439

Le tableau 2.1 des principaux paramètres dérivés des semi-variogrammes théoriques ajustés permet une seconde perspective aux constatations faites à partir de la figure 2.3. Ces valeurs permettent de dresser un portrait complet des semi-variogrammes ajustés obtenus.

#### 2.3.1.1 Analyse de validation croisée ou « cross-validation analysis »

La validité des modèles a été vérifiée à l'aide d'une analyse de validation croisée ou « cross-validation analysis ». La validation croisée est utilisée comme moyen palliatif au tests de signification puisque ce dernier n'existe pas pour les semi-variogrammes (Legendre et Fortin, 1989; Legendre et Legendre, 1998). L'analyse de validation croisée procède en tentant de recalculer la valeur d'un échantillon préalablement éliminé. Le calcul de la nouvelle valeur est fait à l'aide des autres échantillons et du modèle. Idéalement, la valeur estimée devrait correspondre à la valeur de l'échantillon initial (Houlding, 2000). Un bon modèle doit présenter un graphique de validation croisée dont le coefficient de régression est près de un.

L'analyse de validation croisée (figure 2.4) a permis de confirmer le mauvais ajustement du modèle de *Matin2* souligné par le  $R^2$  obtenu dans le tableau 2.1. Le graphique de validation croisée de *Matin2* a un rapport totalement différent de 1 et un  $R^2$  aussi bas que 0,04. La distribution des points est plutôt circulaire et semble n'avoir aucune direction. Ce semi-variogramme ajusté est alors à considérer avec précaution.

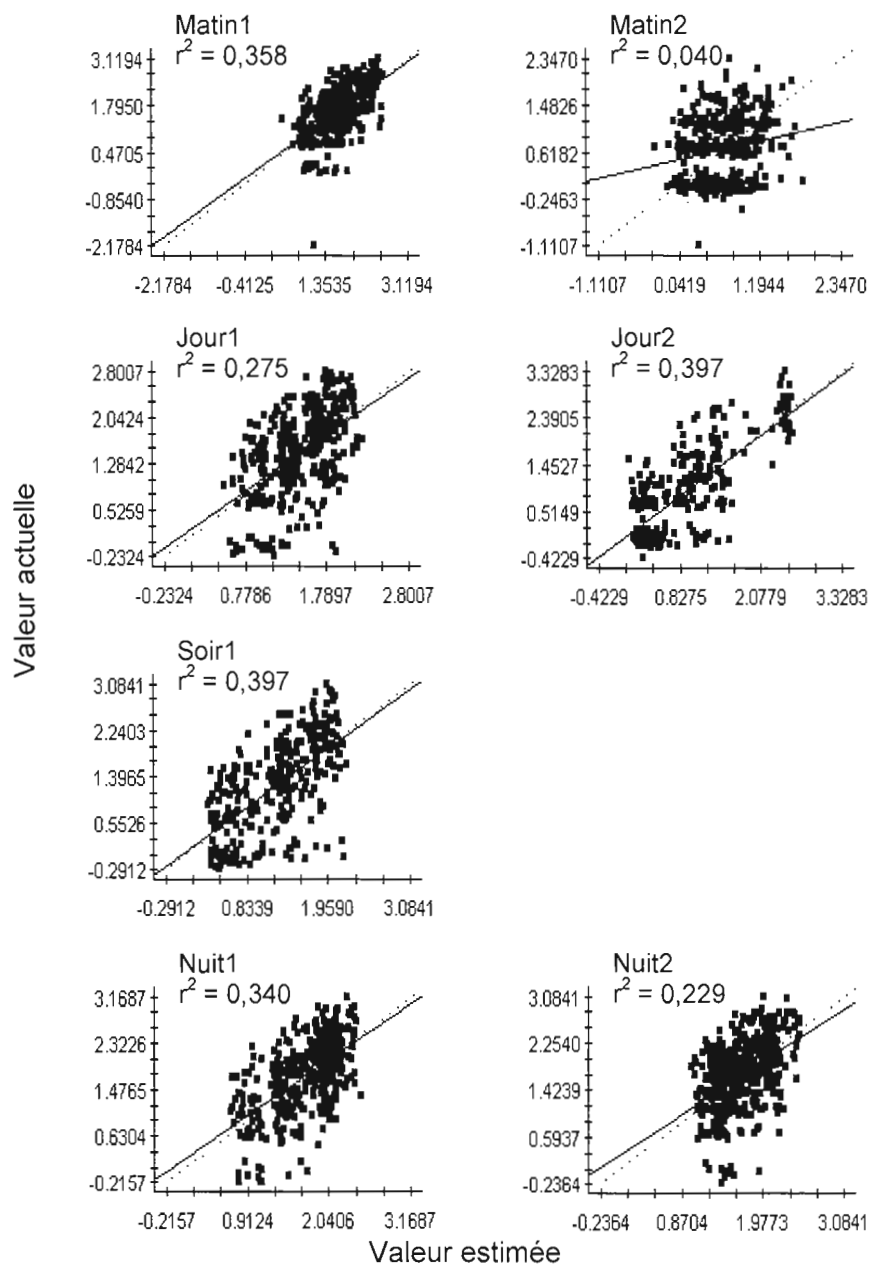


Figure 2.4: Graphiques de validation croisée comparant la variance actuelle (expérimentale) à la variance estimée. La droite en pointillés marque un rapport de 1:1 ou coefficient de régression = 1 caractéristique d'une correspondance semi-variogramme théorique – semi-variogramme expérimental idéale. Il n'a pas été possible de procéder à l'échantillonnage de la soirée du 24 août (Soir2).

### 2.3.1.2 Évolution des paramètres du semi-variogramme en fonction du temps

De façon à évaluer la structure spatiale de l'abondance du zooplancton le long d'un transect pendant un cycle de 24 heures, la portée et le plateau pour les différents semi-variogrammes théoriques ajustés donnés dans le tableau 2.1 ont été présentés sous forme de graphique en fonction du moment de la journée. Les graphiques obtenus donnent une vue d'ensemble de l'évolution des paramètres ciblés, la portée et le plateau, dans le temps.

La figure 2.5 met en évidence l'accroissement de la portée au cours de la journée. En effet, l'étendue de la portée est faible aux alentours de 6 heures le matin, entre 12,3 et 184,2 m et augmente graduellement au cours de la journée pour atteindre jusqu'à 1110,6 et 1158,3 m à minuit (tableau 2.1). L'étendue d'autocorrélation spatiale augmente alors pendant la journée, retombe après minuit et recommence son escalade le matin suivant. La portée varie donc de façon cyclique.

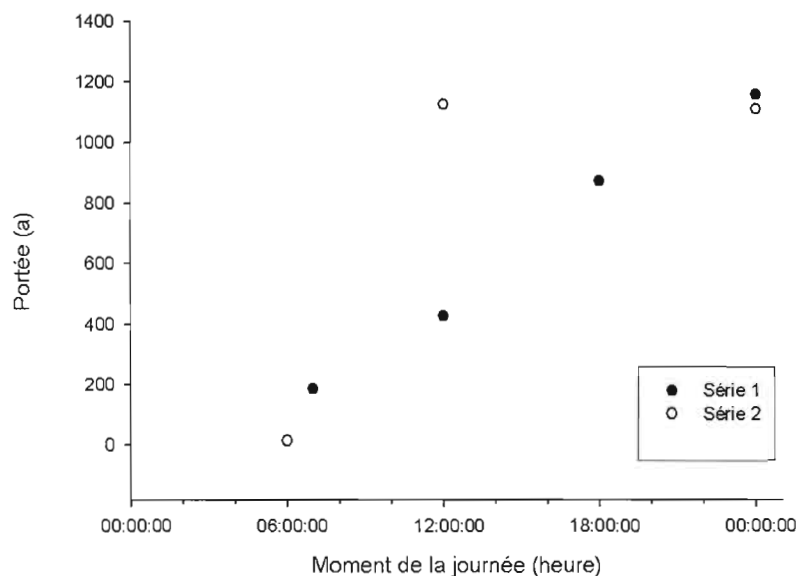


Figure 2.5 Accroissement de la portée au cours d'une journée. La portée est en mètres et le moment de la journée en heures. Pour des raisons techniques, le transect du matin a eu lieu à 7h00 pour la première série d'échantillonnages.

On remarque aussi la présence d'une valeur extrême à midi. Il s'agit de celle du transect Jour2. On retrouve cette même valeur extrême dans le graphique de l'évolution de la valeur de la variance maximale au cours d'une journée (figure 2.6). Il importe de considérer Jour2 avec une certaine réserve. Par contre, il est peut être possible que Jour2 ne fasse que démontrer que l'ampleur de la portée ou la vitesse d'atteinte de la portée maximale peut varier d'un jour à l'autre. Dans tous les cas, la tendance est toujours la même : augmentation de la portée de six heures à minuit.

Il est possible de remarquer dans le graphique de l'évolution de la variance maximale au cours de la journée (figure 2.6) une variance maximale plus grande à 12 et 18 h que celle observée à minuit ou à 6 et 7 h. Il semble donc que les données cessent de s'autocorréler à une variance beaucoup plus grande le soir qu'aux autres moments du jour. On observe encore dans ce graphique un problème similaire à celui du graphique de l'évolution de la portée au cours de la journée. C'est-à-dire une valeur extrême à midi. Ici encore, il s'agit de Jour2. À moins que ce ne soit Jour1 qui cause problème. Dans ce dernier cas le plateau maximal serait atteint entre midi et 18h.

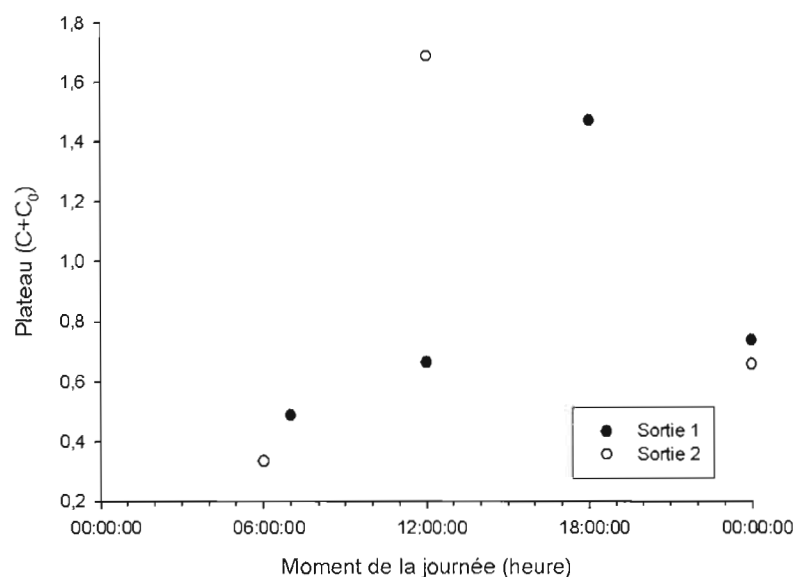


Figure 2.6 Évolution de la valeur du plateau ou variance maximale au cours d'une journée. Le moment de la journée est en heures.

### 2.3.2 Analyses canoniques

Les résultats des analyses canoniques tiennent essentiellement dans un tableau (tableau 2.2). Ses deux premières sections font la comparaison de la variation expliquée par les variables environnementales obtenues respectivement par l'ACR et l'ACC pour les mêmes sorties. Les pourcentages de variation expliquée pour une même sortie sont comparables peu importe l'analyse utilisée, à l'exception de Jour2. Pour cette sortie, les variables environnementales expliquent 29,97% de la variation observée selon l'ACR alors que cette proportion monte à 51,86 % avec l'ACC. Par contre, tout ce qui est significatif en ACR l'est aussi en ACC. Il est alors difficile de décider de l'analyse la plus appropriée. Étant donné la relative équivalence des deux, il ne sera question que de l'ACR lors de la présentation et discussion des résultats.

La moitié gauche du tableau 2.2 montre la variation expliquée par les variables environnementales (température, oxygène dissous, pH, turbidité et biomasse de chlorophylle a). La proportion expliquée varie d'un moment de la journée à l'autre et il est peu aisé de faire des rapprochements entre les sorties complémentaires (par exemple Nuit1 avec un  $R^2_{adj} = 0,3516$  et Nuit2,  $R^2_{adj} = 0,1842$ ). La seule sortie qui ne soit pas significative est Matin2 avec une probabilité de 0,064 ce qui n'est pas si loin du seuil d'acceptation de 0,05. Considérant seulement les résultats de l'ACR, les variables physico-chimiques expliquent entre 7 et 35 % de la variation observée dans l'abondance des différents groupes de taille de zooplancton. Or en jetant un œil à la moitié droite du tableau 2.2, les résultats de la partition de la variation sont tout autres. La variation expliquée par les variables physico-chimiques seulement (fraction [a]) est infime à comparé à son estimation par l'ACR (entre -3 et 3 % de la variation). D'ailleurs, la part de la variation expliquée par la fraction [a] est rarement significative. La solution à cet écart réside dans la fraction [b] représentant la variation structurée dans l'espace explicable par les variables physico-chimiques. Cette dernière explique un pourcentage de la variation fort similaire à celui obtenu par les variables environnementales en ACR (entre 6 et 35% de la variation observée). Les variables physico-

chimiques employées pour former la matrice des variables environnementales sont alors fortement structurées spatialement.

Enfin 10 à 43 % de la variation est significativement attribuable à la structure spatiale sans lien avec les variables environnementales étudiées (fraction [c]) et il reste encore 37 à 84 % de la variation qui est non expliquée par les variables explicatives utilisées dans ce modèle (fraction [d]). Les variables environnementales utilisées ne suffisent vraisemblablement pas à expliquer la variation de l'abondance du zooplancton dans la baie Verte du lac Memphrémagog.



Tableau 2.2

Comparaison de la variation de l'abondance du zooplancton par groupe de taille expliquée par les variables environnementales via l'ACR et l'ACC avec la variation expliquée par les variables environnementales et spatiales via la partition de la variation. La fraction [a] correspondant à la variation expliquée par les variables environnementales sans composante spatiale, la fraction [b] à la variation structurée spatialement mais aussi résultat des variables environnementales, la fraction [c] à la variation structurée spatialement non redevables aux variables environnementales et enfin la fraction [d] la variation résiduelle non expliquée par le modèle. Il n'est pas possible de tester les fractions [b] et [d].

Sortie	X = Variables physico-chimiques Y = Zooplancton par groupe de taille				X = Variables physico-chimiques Y = Zooplancton par groupe de taille Z = Variables spatiales				
	ACR		ACC			Partition de la variation par ACR		Partition de la variation par CCA	
	R <sup>2</sup> <sub>adj</sub>	p	R <sup>2</sup> <sub>adj</sub>	p		R <sup>2</sup> <sub>adj</sub>	p	R <sup>2</sup> <sub>adj</sub>	p
Jour1	0,21	0,001*	0,28	0,001*	[a]	0,03	0,110	0,05	*0,014
					[b]	0,18	-	0,23	-
					[c]	0,34	*0,001	0,30	*0,001
					[d]	0,45	-	0,42	-
Soir1	0,20	0,039*	0,28	0,017*	[a]	-0,03	0,734	-0,02	0,661
					[b]	0,22	-	0,30	-
					[c]	0,43	*0,001	0,37	*0,001
					[d]	0,37	-	0,36	-
Nuit1	0,35	0,001*	0,37	0,001*	[a]	-0,00	0,492	-0,01	0,585
					[b]	0,36	-	0,38	-
					[c]	0,14	*0,014	0,12	*0,002
					[d]	0,51	-	0,51	-
Matin1	0,31	0,001*	0,33	0,001*	[a]	-0,02	0,743	-0,05	0,963
					[b]	0,33	-	0,38	-
					[c]	0,10	*0,022	0,08	*0,032
					[d]	0,58	-	0,59	-
Jour2	0,30	0,002*	0,52	0,001*	[a]	0,01	0,388	0,21	*0,001
					[b]	0,29	-	0,31	-
					[c]	0,05	0,142	-0,01	0,095
					[d]	0,65	-	0,49	-
Soir2	-	-	-	-		-	-	-	-
Nuit2	0,18	0,001*	0,15	0,002*	[a]	0,00	0,408	0,01	0,289
					[b]	0,18	-	0,14	-
					[c]	0,03	0,120	0,05	*0,036
					[d]	0,78	-	0,80	-
Matin2	0,07	0,064	-0,02	0,649	[a]	0,01	0,342	-0,05	0,810
					[b]	0,06	-	0,03	-
					[c]	0,09	0,058	0,03	0,153
					[d]	0,85	-	0,99	-

## 2.4 Discussion

### 2.4.1 Variographie

La section résultat montre des irrégularités dans deux groupes de données : Matin2 et Jour2. Ces irrégularités s'expriment de façons différentes, ce qui laisse penser que des causes distinctes sont à leur source. En effet la non-conformité du semi-variogramme théorique de Matin2 a été mise en évidence par le graphique de validation croisée tandis que Jour2 présente des valeurs extrêmes de portée et de plateau. Le graphique de validation croisée met en évidence la faiblesse du modèle utilisé pour dresser le semi-variogramme théorique ajusté de Matin2. Ainsi le mauvais ajustement du semi-variogramme théorique au semi-variogramme empirique de Matin2 n'a qu'une faible influence détectable sur les paramètres issus du semi-variogramme théorique tels que la portée et le plateau puisque le modèle utilisé est le même pour tous les groupes de données. Dans le cas de Jour2, ce n'est pas le modèle qui pose problème comme en témoigne le  $R^2$  de 0,97 et le graphique de validation croisé suivant le tracé du coefficient de régression égal à 1. C'est plutôt le non respect de la condition de normalité. En fait la géostatistique mentionne la normalité comme condition importante alors que la biostatistique fait plutôt référence à la stationnarité ou propriétés statistiques (moyenne et variance) similaire pour la surface à l'étude (Legendre et Fortin, 1989; Houlding, 2000). D'une manière ou d'une autre, il s'agit de s'assurer que les données sont issues d'une région sous l'influence du même processus, bref qu'elles sont comparables. La quasi-absence de normalité dans les données de Jour2 affaiblit fondamentalement l'analyse statistique. Contrairement à ce qui est observé pour les données de Matin2, la distribution non normale des données ln-transformées de Jour2 n'empêche en aucun cas un bon ajustement au modèle empirique mais fait en sorte que les paramètres issus de ce semi-variogramme théorique ne sont pas représentatifs du groupe de données.

Le cas du groupe de données Matin2 soulève le problème du choix du modèle. On choisit généralement le modèle qui permet le meilleur ajustement pour tous les semi-variogrammes théoriques que l'on veut générer. Dans le présent travail, le modèle exponentiel s'est avéré

être le meilleur pour tous les groupes de données ou presque. Ce modèle est caractéristique de la distribution aléatoire dans l'espace et du processus autorégressif de premier ordre (Webster et Oliver, 2001). C'est précisément à partir d'une équation d'un modèle autorégressif, le modèle de Gompertz, qui a déjà servi à produire une équation de semi-variogramme empirique pour faire l'étude de la structure temporelle du phytoplancton (Prairie et Duarte, 1996). L'utilisation du modèle exponentiel pour générer les semi-variogrammes théoriques de la structure spatiale du zooplancton est alors corroborée.

Il ressort de ces résultats que les semi-variogrammes fournissent une mesure précise de la structure spatiale interne des données mais qu'il est plutôt abstrait de leur associer une distribution spatiale. Il en est de même pour faire l'interprétation biologique de la force de la structure spatiale. Étant donné les limites des données préliminaires, il a été impossible de vérifier s'il est possible de tirer une interprétation biologique de la structure spatiale telle que décrite par les semi-variogrammes. Par contre certains indices laissent penser qu'il serait possible de relier l'étendue d'autocorrélation des données avec les facteurs influençant l'hétérogénéité et leur échelle spatiale d'influence (Pinel-Alloul, 1995; Masson *et al.*, 2004; Thackeray *et al.*, 2004). Ainsi on peut se demander si les facteurs influençant la distribution à petite échelle seront responsables d'un semi-variogramme présentant une portée faible, donc une courte distance d'autocorrélation. Les plus courtes distances d'autocorrélation ont été obtenues entre 6 et 7 heures du matin. C'est à ce moment que le zooplancton entreprend de sa migration en profondeur dans le cas de la DVM ou en zone littorale dans le cas de la DHM afin de fuir la pression de prédation exercée par les poissons (Ringelberg, 1993a; Burks *et al.*, 2002). À ce moment où coïncide la présence du zooplancton et des poissons planctonivores, le principal facteur influençant la distribution spatiale est la présence d'un prédateur. Ce facteur est reconnu pour façonner fortement la distribution du zooplancton à petite échelle spatiale (Masson *et al.*, 2004; Thackeray *et al.*, 2004). La capacité d'influence d'une donnée sur les autres est alors limitée à une relativement courte distance. Ce qui pourrait se traduire dans le semi-variogramme par une portée faible. Inversement quand la distance d'autocorrélation est plus élevée, des facteurs influençant la distribution à grande échelle, comme le vent, prennent la relève. La possibilité de pouvoir associer un semi-variogramme à un type de pressions sculptant la distribution spatiale du zooplancton emmènerait une toute

nouvelle perspective à l'outil statistique. Cet aspect des semi-variogrammes sera plus profondément exploré dans le chapitre qui suit.

#### 2.4.2 Analyses canoniques

D'une perspective technique, les résultats des analyses canoniques tels que présentés dans le tableau 2.2 soulèvent quelques questions. D'abord les deux jours d'échantillonnage présentent des proportions de la variation expliquée plutôt différentes pour une même période de la journée. Généralement, les résultats pour la seconde journée d'échantillonnage ne sont pas significatifs. Les variables utilisées ne suffisaient vraisemblablement pas à expliquer la variation du zooplancton dans la baie Verte pour cette journée. Ce qui pourrait amener à penser que des variables différentes peuvent être responsables de la structure spatiale d'une journée à l'autre. Une particularité des données de Jour2, évoquée plus tôt pour la variographie, pourrait aussi être à l'origine de la différence remarquée entre la variation expliquée par ACR et par ACC. Les données brutes de Jour2 sont caractérisées par de très faibles abondances comparativement aux autres séries de données brutes. Jour2 est alors à considérer avec une certaine prudence. Enfin l'absence de résultats car absence de données pour Soir2 mets en évidence la nécessité d'avoir au moins deux séries de résultats pour une même sortie. L'ensemble des points soulevés précédemment souligne le besoin d'un troisième échantillonnage pour confirmer ou infirmer les tendances qui semblent se dessiner.

La seconde façon d'aborder la structure spatiale du zooplancton dans la baie Verte du lac Memphrémagog amène une perspective différente au problème. Plutôt que quantifier simplement la structure spatiale observée (volet 1, avec la variographie), le présent volet (volet 2, avec les analyses canoniques) vise à relier la structure spatiale observée à des variables écologiques. Les analyses canoniques n'ont pas permis de retrouver l'aspect cyclique de la structure spatiale mis en évidence par la variographie. Tout au contraire la portion de la variation expliquée par les variables environnementales en ACR suit une tendance inversée pour les deux jours d'échantillonnage. Au premier jour d'échantillonnage

la variation dans l'abondance du zooplancton le long du transect est expliquée dans une plus forte proportion par les variables physico-chimiques la nuit et le matin alors que c'est plutôt le cas le jour pour la seconde journée d'échantillonnage. Ainsi les variables physico-chimiques mesurées ne sont pas influentes à un moment précis de la journée. Elles ne cadrent donc pas dans la tentative d'explication du caractère cyclique de l'autocorrélation avancée un peu plus tôt. En fait, ces variables apparaissent comme étant non efficaces à expliquer la structure spatiale observée et ce pour deux raisons. D'abord elles ne présentent que des variations de très faible amplitude le long du transect. Ensuite les variables physico-chimiques s'avèrent elles-mêmes fortement structurées spatialement. Ainsi c'est plutôt l'espace et l'effet combiné de la physico-chimie et de l'espace qui ressortent comme variables explicatives de l'abondance du zooplancton dans la baie Verte, au lac Memphrémagog.

#### 2.4.3 Synthèse

L'analyse de la distribution du zooplancton par variographie a mis en évidence un cycle journalier de l'étendue de l'autocorrélation spatiale alors que les analyses canoniques ont permis de départager la forte présence des variables spatiales à l'intérieur des variables physico-chimiques pour expliquer la variation de la distribution du zooplancton. Il est maintenant temps de rappeler que ces deux volets explorés constituent un tout : la structure spatiale. L'indépendance des observations a été et est toujours une présomption de base en statistiques classiques. L'autocorrélation y est alors vue comme une nuisance qu'il faut à tout prix éliminer plutôt que comme une composante du système dont il faut tirer parti. Cette vision de l'autocorrélation est en changement et il est maintenant reconnu que l'autocorrélation constitue une composante à part entière des données spatiales (Legendre, 1993). L'hétérogénéité mesurée par la variographie est perçue comme n'ayant pas de grande signification biologique contrairement à l'hétérogénéité fonctionnelle (Dutilleul et Legendre, 1993). Or la mise en évidence des cycles journaliers de la distance d'autocorrélation expliquant la distribution du zooplancton remet de l'emphase sur l'importance de considérer

l'autocorrélation comme une part importante de la structure spatiale. Enfin la structure spatiale est aussi le produit de la dépendance spatiale de concert avec l'autocorrélation. La dépendance spatiale s'est avérée présente dans la distribution spatiale du zooplancton, mais c'est surtout l'interaction entre l'autocorrélation présente dans les données d'abondance du zooplancton et dans les variables physico-chimiques qui est responsable du patron retrouvé suivant la partition de la variation avec et sans variables spatiales. En effet le fort pouvoir explicatif de la fraction [b], la portion de la variation de l'abondance du zooplancton expliquée par la combinaison de la physico-chimie et des variables spatiales, et l'incapacité de la fraction [a], la physico-chimie seulement, à expliquer quoi que ce soit témoigne de l'interaction présente entre l'autocorrélation des deux séries de données. Une telle approche en deux volets permet de mieux comprendre les différentes composantes de la structure spatiale.

L'accroissement de l'intérêt pour les études spatiales accompagné du développement de meilleurs outils d'analyse spatiale a permis l'émergence d'une nouvelle vague de publications décrivant et modélisant la structure spatiale des communautés aquatiques. Les méthodes et statistiques pour y arriver sont variées mais généralement le but recherché est de dresser le portrait de l'autocorrélation spatiale et d'ensuite associer des variables à la structure observée. Il est alors possible de comparer les résultats obtenus avec ceux des publications déjà présentes. Ainsi il n'y a plus d'autocorrélation entre les abondances de zooplancton à des distances de plus de 1 km dans la baie Verte ce qui est conforme à ce qui a été observé dans le lac de Geneva (Pinel-Alloul *et al.*, 1999) et pour le lac Trasimeno (Ludovisi *et al.*, 2005). Il peut être intéressant de noter que la taille du plan d'eau n'a alors rien à voir avec la distance maximale d'autocorrélation retrouvée. Par contre ces travaux ne font aucune mention du changement de la portée de l'autocorrélation dans le temps ce qui peut emmener une certaine distorsion des résultats si l'échantillonnage n'est pas toujours fait à la même période de la journée. Enfin les variables physico-chimiques avec lesquelles nous avons tenté d'expliquer la variation de l'abondance du zooplancton le long du transect sont la température de l'eau, l'oxygène dissous, le pH, la turbidité et la biomasse de chlorophylle. Ces dernières ne se sont pas avérées d'une grande utilité pour expliquer la distribution du zooplancton dans la baie Verte. Par contre la température de l'eau explique une faible part de

la répartition du zooplancton dans le lac de Geneva (Pinel-Alloul *et al.*, 1999) et certains l'utilisent comme manière indirecte d'y voir près de la moitié de la variation de la distribution de *Daphnia galeata* due à la circulation de l'eau induite par le vent (Thackeray *et al.*, 2004). Mis à part la température, les variables physico-chimiques utilisées ne sont pas considérées comme étant explicatrices soit parce qu'elles n'ont pas bien répondu à l'analyse, soit parce qu'elles n'ont tout simplement pas été mesurées. Enfin les résolutions spatiales des travaux mentionnés précédemment sont diversifiées et plus faibles que celles utilisées dans le présent travail, c'est-à-dire de 50 m à 3 km alors que nous avons utilisé une résolution de 10 m. Cette diversité de résolution et d'échelle met un bémol à la comparaison puisque certains patrons plus fins peuvent être masqués par des patrons ayant cours à plus large échelle.

#### 2.4.4 Atteinte des objectifs

Les objectifs établis au début du présent chapitre ont été atteints. D'abord il a été possible de dresser le portrait de la structure spatiale du zooplancton à travers la baie Verte tout au long d'un cycle de 24 heures. Les représentations de la portée et de la variance maximale de l'abondance du zooplancton aux différents moments de la journée ont permis de mettre en évidence la variation cyclique de l'autocorrélation spatiale. Cette dernière est de faible ampleur le matin et agrandit son importance au cours de la journée pour atteindre une étendue maximale à minuit. Il y a alors complexification de la structure spatiale au fur et à mesure qu'avance la journée. La variance maximale suit en partie cette augmentation journalière mais diminue avant minuit alors que la distance d'autocorrélation continue d'augmenter. La structure spatiale du zooplancton a montré une variation sur une période de 24 heures répétée pendant deux jours à la fin du mois d'août 2005. Ensuite il a été possible de quantifier l'influence de variables environnementales locales (température, pH, oxygène dissous, turbidité et biomasse de chlorophylle) sur la répartition d'abondance des différents groupes de taille de zooplancton (300 à 400, 400 à 600, 600 à 800, 800 à 1100 et 1100 à 9999  $\mu\text{m}$  ESD). Les variables environnementales se sont avérées fortement structurées spatialement. En fait, l'atteinte de ces deux objectifs a permis de dresser un portrait complet de la structure

spatiale du zooplancton dans la baie Verte comme le produit de l'autocorrélation en combinaison avec une forte dépendance spatiale.

## 2.5 Conclusion

En conclusion, nous venons ici de mettre en évidence l'importance de la structure spatiale pour expliquer la répartition des individus en écologie. Pour ce faire nous avons utilisé d'une part les paramètres portée et seuil obtenus par variographie, une méthode exportée de la géostatistique de plus en plus adaptée à la biostatistique. Il a ainsi été possible de mettre en évidence un patron cyclique journalier d'autocorrélation spatiale possiblement généré par des processus biotiques et abiotiques connaissant eux-mêmes des variations cycliques. D'autre part nous avons pu illustrer la nécessité de considérer les variables spatiales en faisant la comparaison de la variation de l'abondance du zooplancton expliquée par l'environnement sans considération pour la composante spatiale avec la variation de l'abondance du zooplancton avec considération pour la composante spatiale.

Au terme des ces analyses des données préliminaires, il est possible de constater que l'abondance du zooplancton dans la baie Verte du lac Memphrémagog suit un patron journalier de variation de l'autocorrélation et que les variables physico-chimiques mesurées (température, pH, oxygène dissous, turbidité et biomasse de chlorophylle) n'ont pas suffi à expliquer cette variation pour les deux jours d'échantillonnage de la fin août 2005. Cette dernière constatation ouvre la voie à la recherche de variables autres que l'espace étant à même d'expliquer une part de la variation d'abondance du zooplancton. Ce que l'on se propose de faire dans le chapitre suivant.



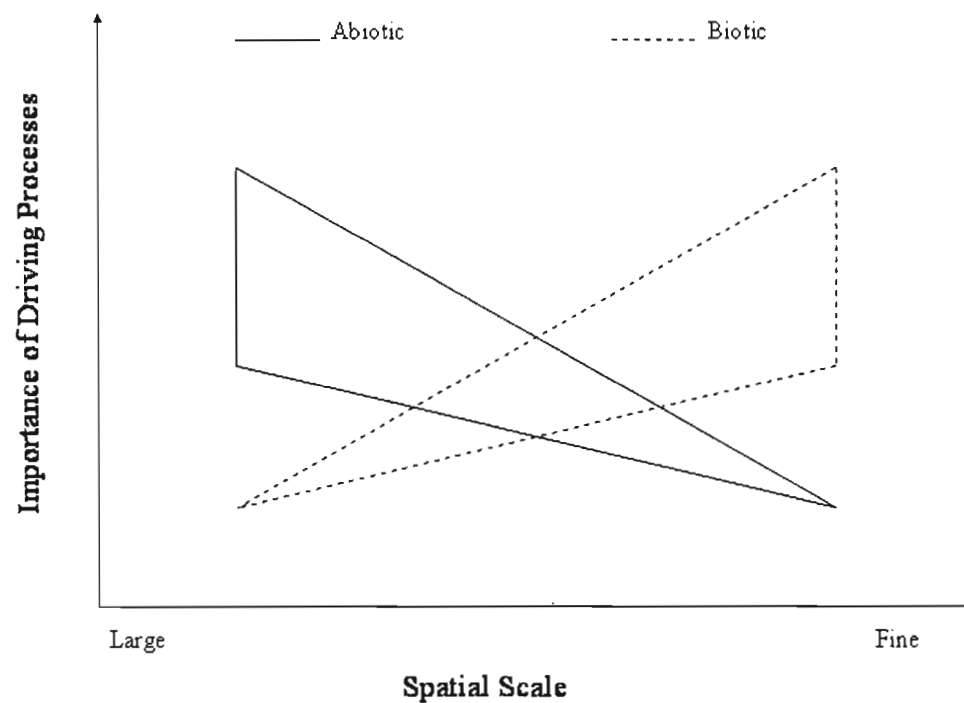
## CHAPTER III

### HORIZONTAL STRUCTURE OF LAKE ZOOPLANKTON : TEMPORAL AND SPATIAL SCALES AFFECT THE CONTRIBUTIONS OF CURRENT, PREDATION AND RESSOURCES

#### 3.1 Introduction

In the early days of aquatic research, plankton was thought to be randomly or equally distributed in the shallower waters of ponds, lakes and oceans (reviewed in Pinel-Alloul, 1995). This conceptualization directly inspired the name of plankton, coming from the Greek *planktós*, meaning drifting, roaming or wandering. These ideas about the spatial distribution of plankton remained dominant until the 1960's. One of the first real cases of someone questioning this homogeneous pattern is exemplified by the study of Colebrook (1960). He verified the effect of horizontal current direction and velocity in determining the horizontal distribution of zooplankton in Lake Windermere. Colebrook found that the zooplankton distribution was non-random and that wind-induced water movements were responsible to a large extend for the observed distribution. However the necessity of taking biological processes into account (vertical migration for example) was highlighted. It was not until the late 1980's, that analysis tools to account for spatial structure, such as those observed by Colebrook, were developed for ecological studies. Some methods were adapted from geostatistics, as was the case for semivariograms (Houlding, 2000). More recent developments have led to a broad spectrum of tools to analyse spatial structure in data including Principal Coordinates of Neighbour Matrices (Borcard et Legendre, 2002) and

Eigenvector Maps (Griffith et Peres-Neto, 2006) as well as improvements in multivariate analyses (Borcard *et al.*, 1992; Peres-Neto *et al.*, 2006) for dealing with multiple response variables like the spatial variability in different size groups of zooplankton. The “multiple driving forces hypothesis” clearly states that the zooplankton spatial structure is the result of various processes acting at different scales (Pinel-Alloul, 1995). According to that hypothesis, the contribution of biotic processes to zooplankton heterogeneity increases at finer scales and as the contribution of abiotic processes decreases (figure 3.1). The corollary also holds such that, the larger the scale, the less important biotic drivers are in comparison with abiotic processes. Thus, the scale adopted by the sampling design should be function of the type of explanatory variables under study. For lakes, large scale patchiness is usually recognised as being greater than 1 km, while fine scales cover 1 to 10 m (Pinel-Alloul, 1995). The number of important abiotic processes decreases at smaller scales (Table 3.1).



(from Pinel-Alloul, 1995)

Figure 3.1 Importance of abiotic (full line) and biotic (dotted line) processes as drivers for zooplankton spatial heterogeneity depending of the spatial scale according to the multiple driving forces hypothesis (from Pinel-Alloul, 1995).

Table 3.1  
Examples of patchiness scales and processes for freshwater zooplankton  
(adapted from Pinel-Alloul 1995).

Spatial Scale	Abiotic Processes	Biotic Processes	References
Large Scale (>1 km)	Lake basin morphometry Current patterns Current upwelling Inshore-offshore Advective currents River inflow	Shore avoidance Reproductive and growth recruitment Food abundance Phytoplankton growth Competition Invertebrate predation Vertebrate predation	Langford, 1938; Davis, 1969; Patalas, 1969; Leach, 1973; Gannon, 1975; Watson, 1976; Patalas, 1981; Urabe, 1990; Hart, 1990; Johannsson <i>et al.</i> , 1991; Patalas et Salki, 1992; Pace <i>et al.</i> , 1992; Gliwicz et Rykowska, 1992
Coarse Scale (10 m to 1 km)	Wind current patterns Internal seiches Vertical stratification Physical gradients Downwind accumulation	Vertical migration Horizontal migration Phytoplankton patterns Invertebrate predation Active swimming	Birge, 1897; Ragotskie et Bryson, 1953; Berzins, 1958; Tonolli, 1958; Colebrook, 1960b; McNaught et Hasler, 1961; George, 1974; Richerson <i>et al.</i> , 1978; De Nie <i>et al.</i> , 1980; Tessier, 1983; Pinel-Alloul <i>et al.</i> , 1988; Levy, 1991; Pinel-Alloul et Pont, 1991.
Fine Scale (1 to 10 m)	Langmuir circulation Physical gradients	Reproductive behaviour Co-active interactions Swimming behaviour Phototactism Vertical migration Phytoplankton patterns	Neess, 1949; Colebrook, 1960b; McNaught et Hasler, 1961; Stan, 1971; George et Edwards, 1973; Pont, 1986; Pinel-Alloul et Pont, 1991.
Micro Scale (<1 m)	Convection currents	Swarm patterns Reproductive behaviour Social interactions Predator avoidance Prey/predator ratio	Birge, 1897; Künne, 1925-1926; Southern et Gardiner, 1926; Colebrook, 1960a; Kelmetsen, 1970; Byron <i>et al.</i> , 1983; Butorina, 1986; De Nie <i>et al.</i> , 1980; Arditi <i>et al.</i> , 1991.

In addition to varying in space, biotic and abiotic processes fluctuate through time. Even a rapid look at meteorological archives is sufficient to convince that wind speed and direction change over the course of the day despite seasonal or annual tendencies. The phytoplankton food base for zooplankton will vary in abundance as well as in composition through time depending on nutrient levels which vary through the season (Lampert et Sommer, 1997; McIntire *et al.*, 2007; Sommer *et al.*, 1986). The predation pressure exerted by fish larvae is variable in time and space, a function of their number, age, size and behaviour (Mehner et Thiel, 1999). Predator abundance was expected to have a greater role at night (Voss et Mumm, 1999; Chang et Hanazato, 2004). It was also expected that May and June would be the months with the higher predation pressure given the high abundance of fish larvae (Mehner et Thiel, 1999). Physical conditions will change over the course of the summer but migratory behaviour of young-of-the-year fish (YOY) also lead to differences on the daily scale. Such variation in the driving processes themselves will undoubtedly affect their scales of influence on zooplankton spatial structure. Relying on what was found in the previous chapter, it was expected that zooplankton spatial structure could be the result of drivers at various scales. Given the multiple driving forces hypothesis (Pinel-Alloul, 1995), it was also possible to associate short scale processes to biotic variables and large scale processes to abiotic ones. Then it was expected to see a strong link between the scale of the zooplankton spatial structure and the type of the main explanatory variables. Finally a difference between large body-size zooplankton and small body-size zooplankton responses to environmental variables was expected. Literature on migrations, Diel Vertical Migration (DVM, Russel, 1926; Ringelberg, 1993a) and Diel Horizontal Migration (DHM, Davies, 1985; Burks *et al.*, 2002), used to focus on *Daphnia* which are large body-size zooplankton. Given this, it was expected that the small body-size zooplankton would be rather passive than active, resulting in a stronger relationship with currents. While large body-size zooplankton would be more active, which would result in a strong interaction with chlorophyll biomass and predator abundance.

Our goals were three-fold. The first goal was to quantify the contribution of one abiotic and two biotic variables (respectively current speed, chlorophyll biomass and predator abundance) to zooplankton spatial structure and follow the importance of these contributions

at the daily and seasonal temporal scales. The second goal aimed to determine when different explanatory variables were the most important. The third objective was to relate the different explanatory variables to the autocorrelation range observed in the zooplankton (a proxy for zooplankton spatial structure) in order to determine whether the driving processes of zooplankton spatial structure could be better identified.

## 3.2 Methods

### 3.2.1 Field Work

Sampling took place in Green Bay, an isolated bay in the north-western region of lake Memphremagog, Quebec ( $45^{\circ}10'N$  and  $72^{\circ}18'W$ ) as in the previous chapter. However, for this current study, sampling was somewhat different, as a consequence of a shorter transect length and a larger number of variables sampled. The 391 m transect stretched from the shallow, macrophyte-dominated littoral zone to the deepest point of the bay (figure 3.2). Sampling was conducted over a one week period at the beginning of each month (four week intervals), from May to September 2006. Mondays and Wednesdays were zooplankton sampling days while Tuesdays and Thursdays were dedicated to sampling of fish larva and other zooplankton predators.

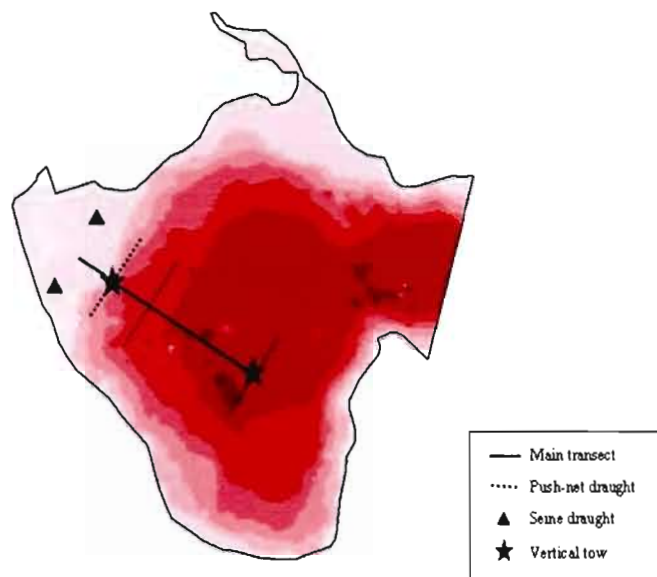


Figure 3.2 Map of the sampling transect in Green Bay, Lake Memphrémagog (Québec). The solid line represents the main transect used for continuous zooplankton, current direction and speed, and chlorophyll biomass sampling. Dotted lines represent sites of fish larva and macroinvertebrate sampling. The triangles indicate approximate position of the seining sites. Finally stars show sites of vertical tow : semi-littoral and pelagic (chapter IV subject).

During a typical zooplankton sampling day we sampled the same transect at 6 hour intervals over a 24 hour period: 06:00, 12:00, 18:00 and 24:00. Along each transect, a Laser Optical Plankton Counter (LOPC, Brooke Ocean Technology Ltd, Dartmouth, Nova Scotia, Herman *et al.*, 2004) set in circulator mode on the boat deck continuously counted and measured zooplankton. Water pumped from two meters below the lake surface using a submersible Waterra pump (model WSP-12V-3, speed = 0.25 L/s), was circulating through the LOPC chamber and returning to the lake through a tube. Zooplankton directly from the outflow tube end were collected with a 110  $\mu\text{m}$  mesh net, anaesthetized and preserved (75% ethanol) for later count verification. Simultaneously, a YSI 6600 sonde was attached 30 cm below the water surface in order take continuous measurements of chlorophyll biomass, turbidity, temperature, pH and dissolved oxygen (DO).

In August and September a FluoroProbe (bbe Moldaenke) was also set horizontally at this depth to take total chlorophyll measurements because of problems with the YSI sonde. A downward looking Acoustic Doppler Profiler (ADP, 1.5 MHz) by SonTek was also attached to the side of the boat to enable the measurement of current direction and speed in the upper layer from which zooplankton were being collected (0 to 2.9 m divided in 0.5 m cells).

Later in the laboratory, the net samples were resized and recounted using the lab circulator version of the LOPC. It was considered as a data quality control, in order to add confidence to field measurement. This verification is available in appendix A. It had also been shown that the LOPC lab circulator measurements correspond well with microscope measurements (Finlay *et al.*, 2007).

Sampling of the predator community was done twice a day, at noon and midnight. Two sites on either side of the start of the transect in the shallow littoral zone were sampled using a 4 x 1 m seine (500  $\mu$ m mesh). Horizontal push-net tow perpendicular to the transect and over a length of 250 m were also done at three set points along the transect: one in the littoral zone, a second in semi-littoral zone and one in the pelagic zone using a 1 m diameter push-net of 0.5 to 1 mm mesh (figure 3.2). Filtered volume in the push net was recorded using a flowmeter (Model 2030, General Oceanics Inc.). In the lab, samples were sorted and zooplankton predators (i.e. mostly fish larva, *Leptodora kindtii* and *Chaoborus punctipennis*, ILEC, 2001) were counted.

Upward-looking stationary current profilers (Sontek ArgonautXR, 1.5 MHz) were set along each side of the transect at a depth of 10 to 15 m. These instruments collected data on water current direction and speed in depth cells of 1.5 m from the surface to the bottom of the lake. Both Argonauts were installed at the beginning of the sampling week and collected data for the week of sampling.

Chlorophyll measurements taken by the YSI sonde were calibrated using filtered samples that were analysed spectrofluorometrically in 90% ethanol using traditional laboratory methods (Winterman et de Mots, 1965; Sartory et Grobelaar, 1984; Wetzel et Likens, 1991). Water for chlorophyll calibrations was collected at the start (littoral) and end (pelagic) of the transect using dark bottles. Bottles were kept cold until filtering 500 ml onto Whatman GF/F filters under subdued light in the lab. Filters were kept frozen until analysis.

### 3.2.2 Data Manipulation

Water current speed and direction matrices were generated from the ADP measurements. In order to compare and find average currents, all current vectors (i.e. including speed and direction) were transposed trigonometrically onto the same axis at the measured transect. This transformation allowed the use of current speed along the transect direction without need for inclusion of current direction in the analyses. Because it was the variation of zooplankton abundance along the transect axis that we were attempting to explain with current speed, transposing of the current vectors allowed a focus on the component of currents that should be most influential. Hereafter these corrected currents were called “normalized” current speeds.

An important concern in the data processing was to ensure there was a sufficient abundance of zooplankton to run meaningful analyses on their densities. From continuous samples, 10 m averages provided the optimal trade-off between large enough zooplankton abundances that still permitted a short-scale resolution. Thus, transect data used in the analyses consisted of 10 m blocks containing average zooplankton abundance as well as mean values of corresponding environmental variables. In some subsequent analyses, data along the transect was also divided into larger scale sections corresponding to the distance from lakeshore, i.e. shallow littoral (19 first meters of the transect), littoral (20 to 49 m from transect starting point), semi-littoral (50 m to 239 m from starting point) and pelagic (240 m to transect end). These subdivisions of the transect were used when aiming for a more acute



picture of zooplankton abundance repartition. Such an approach was used in the series of global graphs, when the relationship between zooplankton abundance and predator abundance was investigated for the various months of the study.

Zooplankton was considered by size class, principally because the LOPC can only discern biomass in specified size classes, and not by species. Grouping zooplankton by size is a useful tool however to represent groups of zooplankton that are expected to behave similarly with respect to their consumption of phytoplankton and their vulnerability as prey for fish. We used three different size groups: 300 to 500  $\mu\text{m}$  equivalent spherical diameter (ESD), 500 to 750  $\mu\text{m}$  ESD and 750 to 1500  $\mu\text{m}$  ESD. These size groups respectively represent (i) small copepods and cladocera, (ii) large copepods and (iii) *Daphnia* (Finlay *et al.*, 2007). The ellipsoid shape of the zooplankton is equated to a spherical shape (hence, ESD) with the same ratio of zooplankton area to element area (element being a 1 mm division of the photo-diode array the LOPC uses to measure particles). Because it uses ESD to measure size, LOPC tends to slightly overestimate copepod size and underestimate *Daphnia* size when compared to microscope measurements (Finlay *et al.*, 2007).

### 3.2.3 Data Analysis

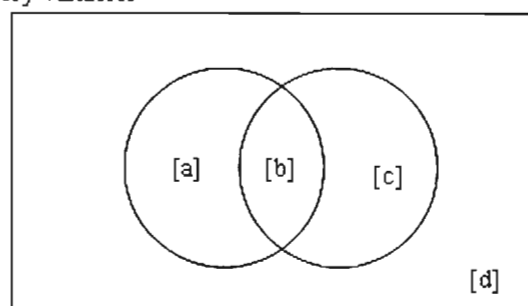
#### 3.2.3.1 Variation partitioning

One of the major goals of this study was to examine zooplankton abundance along a transect in order to better understand the important factors related to zooplankton distribution. Variation partitioning extended to canonical analysis is the most up-to-date analysis method that permits such an examination in a multivariate framework (Borcard *et al.*, 1992). It consists of partial canonical analysis, which in our case was redundancy analysis, RDA (Rao, 1964; Rao, 1973). The method allows one to estimate the amount of variation in response variables attributable solely to one defined set of explanatory variables while taking into

account other sets of explanatory variables. Typically, variation partitioning of a response variable (Y) is performed with two sets of explanatory variables, respectively X1 and X2. It is thus possible to extract the variation found in Y and explained by X1 exclusively, the variation found in Y and explained by X2 only, the portion of the variation found in Y which is shared by X1 and X2 and the remaining variation in Y explained neither by X1 nor by X2. It is commonly accepted to call the preceding fractions [a], [b], [c] and [d] respectively (figure 3.3). Because of the canonical nature of the analysis, the amount of variation in response variable explained by an explanatory variable is represented as an adjusted regression coefficient of determination ( $R^2_{adj}$ ) instead of the regular  $R^2$  (Peres-Neto *et al.*, 2006). Given that it was attempted to relate zooplankton abundance to current speed on the transect axis, chlorophyll biomass, predator abundance and sometimes spatial variables, we had to use variation partitioning for three to four data sets. Consequently, the number of fractions increased exponentially from four with two data set variation partitioning, to eight and sixteen with four data set variation partitioning (figure 3.3). The primary goal here focused on explaining zooplankton distribution of abundance at relatively small scales, given that sampling resolution was 10 m but subsequent analyses also considered broader scales of resolution. RDA was also used to examine the relationships between our sets of explanatory variables (currents, chlorophyll and predation) and zooplankton densities (Appendix B). All variation partitioning was done using Matlab 7.0 (MathWorks).

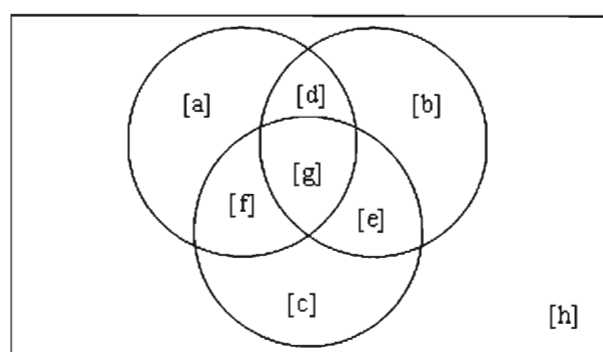
Two sets of explanatory variables

$Y =$



Three sets of explanatory variables

$Y =$



Four sets of explanatory variables

$Y =$

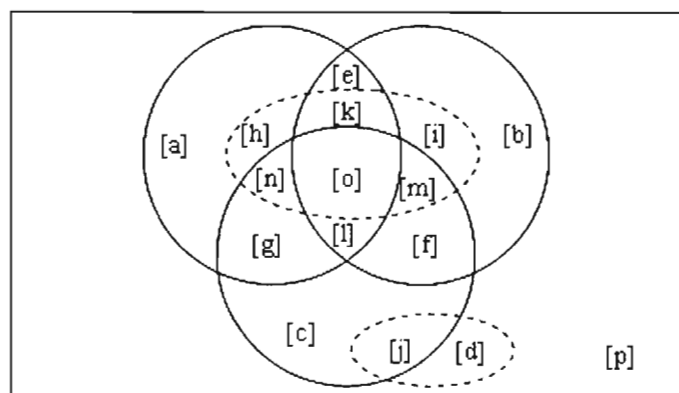


Figure 3.3 Complexification of variation partitioning with an increasing set of explanatory variables. Each fraction is represented by a lowercase letter.

### 3.2.3.2 Small-scale Variation Partitioning (10 m resolution)

In this case, the basic framework of the variation partitioning analyses included the response matrix (zooplankton abundance,  $Y$ ) and the following series of explanatory variables: normalized currents ( $X_1$ ), chlorophyll biomass ( $X_2$ ), and predator abundance ( $X_3$ ). We initially explored how variation of total zooplankton abundance was related to normalized current speed, chlorophyll biomass and predator abundance averaged into 10 m intervals. Variation partitioning was repeated for each sampling event, i.e. morning, day, evening and night over two days every month from May to September (total of 40 analyses). The average ( $\pm$  standard error) portion of variation was computed for the same moment of the day of each sampling week, for all explanatory variables (figure 3.4A). Since we were interested in how individual size groups would react to the various environmental variables, three size groups (300-500  $\mu\text{m}$ , 500-750  $\mu\text{m}$  and 750-1500  $\mu\text{m}$ ) were separately employed as response variables in variation partitioning.

Ecological data sets generally arise from measurements in the field where contagious processes are frequent; it is common to find autocorrelation resulting from spatial structure in the data. Because autocorrelation increases the degrees of freedom, leading to less conservative tests of significance (Peres-Neto, 2006) and because a shared spatial structure could lead to an overestimation of the interactions between zooplankton abundance and environmental variables (Legendre et Troussellier, 1988), it is common to use a set of spatial variables to account for autocorrelation. Given this, it was decided to add a set of synthetic spatial variables to the variation partitioning to account for spatial structure. Such variables could be produced using principal coordinates of neighbour matrices, PCNM (Borcard et Legendre, 2002), as was done in the previous chapter. However, it was decided to use a newer Eigenvector Maps procedure (Dray *et al.*, 2006). The resulting eigenvectors associated to positive eigenvalues (thus representing positive autocorrelation) were employed as the set of spatial variables (one set of explanatory variables) in the variation partitioning to account for autocorrelation in the data (figure 3.4B).

We also focused on the contribution of normalized currents, chlorophyll biomass and predator abundance to zooplankton spatial structure itself. Zooplankton spatial structure matrices were obtained from zooplankton abundance predicted by space, i.e. zooplankton spatial structure matrix results from the representation of zooplankton abundance based on the set of spatial eigenvectors. Then most of the analyses described before were also done with zooplankton spatial structure as response variable and normalized currents, chlorophyll biomass and predator abundance as explanatory variables (figure 3.4C).

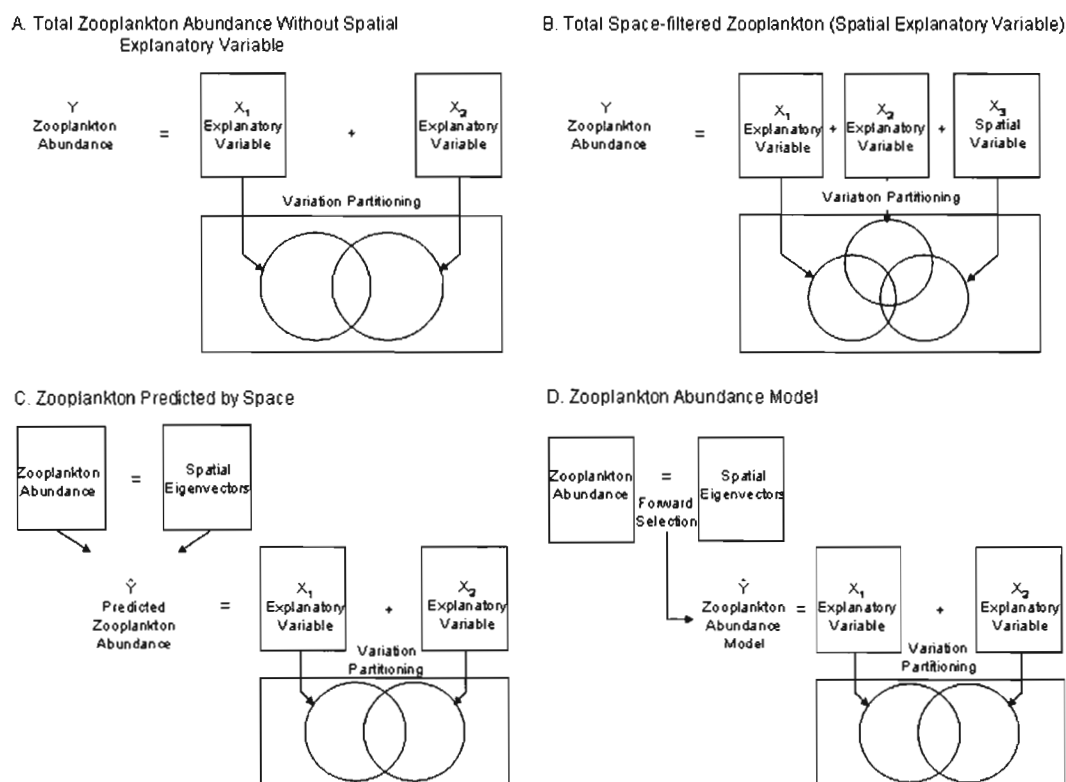


Figure 3.4 Schematic representation of the various sets of response (Y) and explanatory (X) variables employed in computing the different series of variation partitioning. The non-overlapping part of the circle represents the portion of variation in the response variable explained by the arrow-linked explanatory variable. The present study did focus on this portion solely. Panel A show the variation partitioning of total zooplankton abundance as response variable and without space as one of the explanatory variable. Panel B represents the same thing when adding spatial variables as an explanatory variable. Panel C and D are variation partitioning of a predicted set of response variable, C obtained from the representation of zooplankton abundance based on space and D from a combination of spatial vectors.

### 3.2.3.3 Exploring Larger Scales

Since environmental processes can be more or less influential depending on the scale, it was of interest to study the zooplankton distribution at various relevant spatial scales. The method used here consisted of determining the relevant scales for measured zooplankton abundance spatial structure and relating these to the measured environmental variables (Borcard *et al.*, 2004). We generated spatial vectors using the Eigenvector Maps procedure discussed in the previous section and selected the eigenvectors with the most explanatory power by forward selection considering the total zooplankton abundance matrix. This process led to a model of predicted zooplankton abundance or of spatial structure of zooplankton abundance made up of a combination of spatial vectors representing different scales (figures 3.4D). Spatial vectors were also grouped in arbitrary sets depending on their extent, creating large-scale models (200 to 430 m), medium-scale models (100 to 200 m) and small-scale models (0 to 100 m). The ability of the model to explain real zooplankton abundance was tested using RDA. Finally, the best fitting model of spatial structure for each time period was employed as a replacement of the zooplankton abundance response matrix in variation partitioning.

### 3.2.3.4 Spatio-Temporal Evolution of Zooplankton Structure

As a complement to the previous chapter (chap. II) which focused on the link between autocorrelation range obtained from variography and explanatory variables over one week in August 2005, the relationship between autocorrelation range and major explanatory variables was investigated over the entire summer season in the 2006 data. To do so, semivariograms were computed for total zooplankton abundance from every transect throughout a couple of steps using *ade4* (version 1.4-0 by Chessel *et al.*, 2005), *geoR* (version 1.6-5 by Ribeiro et Diggle, 2006) and *spdep* (version 0.3-22 by Bivand, 2006) packages in R version 2.2.1 (2005). Major environmental variables were of three kinds: currents, chlorophyll biomass and predator abundance. The environmental variables explaining the largest portion of the

variation in zooplankton abundance or zooplankton spatial structure for each transect were sorted and associated with autocorrelation range extracted from variograms. Average autocorrelation range and standard error for a same explanatory variables was computed, resulting in an autocorrelation range for each explanatory variable based on the entire summer. A similar procedure was followed to generate the relationships between autocorrelation span and period of the day (morning, day, evening and night).

### 3.3 Results

Several methods were used to analyse the large dataset. Here are presented the results of series of analyses which aimed to shed light on how variables such as currents, chlorophyll biomass and predator presence along the transect axis related to zooplankton abundance.

The first part of the Results section will focus on the global relation linking the zooplankton abundance with currents, chlorophyll biomass and predator abundance. It consists of simply plotting the total zooplankton abundance in each transect section against currents, chlorophyll biomass or predator abundance without taking space into account. The second and third parts extend the examination further to provide statistical understanding of how the variation in zooplankton abundance and zooplankton spatial structure were explained by currents, chlorophyll biomass and predator abundance. This was done by looking at changes through time (daily and monthly time scales) and at various spatial resolutions, but also by using total zooplankton abundance versus zooplankton abundance by size groups. Finally, the fourth section tries to relate patterns of spatial structure during the different months to explanatory variables using variography. This is similar to the analysis done in Chapter II but now includes a more complete range of variables and time periods.

### 3.3.1 Global Results

This section provides important information about the responses of different zooplankton size classes ( $<500\ \mu\text{m ESD}$ ,  $>500\ \mu\text{m ESD}$ ) to effects of the time of year (May, June, July, August and September) and position along the transect (shallow littoral, littoral, semi-littoral and pelagic). The focus here was put on broad tendencies and patterns without taking space into account.

When considering the relationship between zooplankton abundance and current speed, it was necessary to account for the fact that currents of  $0\ \text{cm/s}$  along the measured transect can either represent true 0's (i.e. no current) or can represent water that is moving in a direction that is completely perpendicular to the transect. To account for this perpendicular movement in the analyses, zooplankton abundances that were related to perpendicular currents were identified separately (figure 3.5, grey points). Figure 3.5 shows how zooplankton abundance in the real zeros zone increase inversely with zooplankton size. When zeros from perpendicular currents were excluded (figure 3.6), a very high abundance of small zooplankton in June centered around the slow moving or absent currents observed that month (fig 3.6A). Both figures 3.6A and B showed oriented and high speed normalized currents in July which was associated again with a drop in small zooplankton abundances but not in larger zooplankton relative to the  $0\ \text{cm/s}$  current speed.



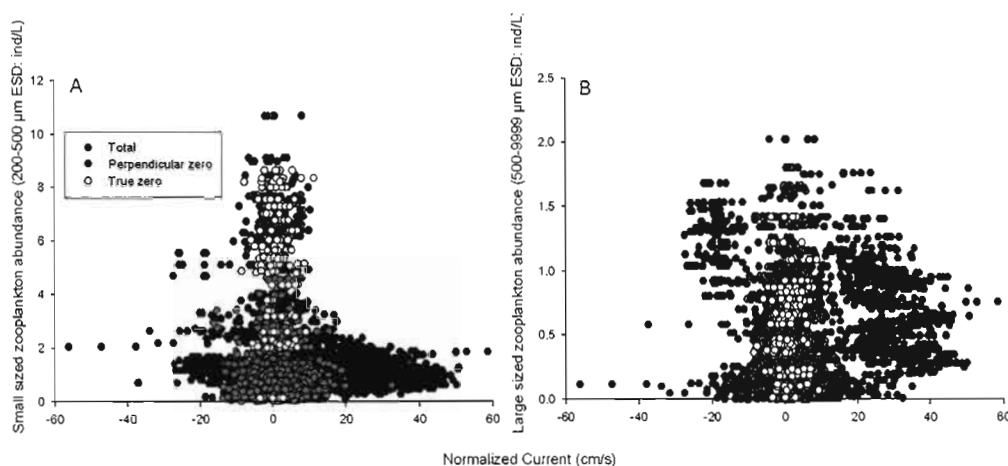


Figure 3.5 Zooplankton abundance as function of current speed (current speed projected on transect axis and direction, moving from littoral to pelagic zones) in pelagic zone for the whole sampling season. Positive current speed corresponds to shore to open water direction while negative current speed represents open water to littoral direction. The emphasis is put on two types of zero speed: grey circles being null speed generated by a current perpendicular to the transect axis and white circles being null speed because of null or absent currents. Panel A represents small body size zooplankton abundance (200-500 µm ESD) while panel B represents large body sized zooplankton abundance (500-9999 µm ESD).

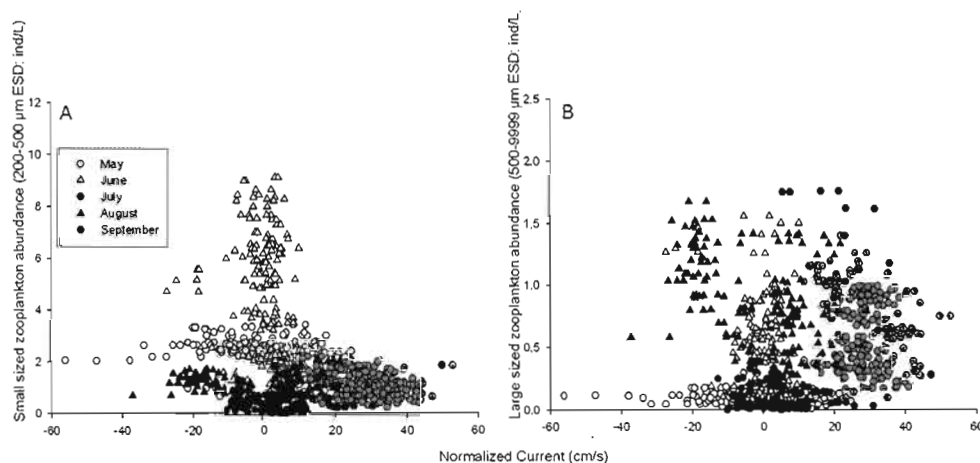


Figure 3.6 Zooplankton abundance as function of current speed (current speed projected on transect axis and direction, moving from littoral to pelagic zones) in the pelagic zone for the whole sampling season, without perpendicular currents. The left panel (A) is zooplankton abundance in the small size class (200-500 µm ESD) and the right (B) is zooplankton abundance in the large size class (500 µm ESD).

There were strong fluctuations of chlorophyll biomass over the summer season in 2006. Chlorophyll along the transect reached a maximum level in May ( $>16 \mu\text{g/L}$ ), was at extremely low levels ( $\sim 0 \mu\text{g/L}$ ) in July and rose again to up to  $7 \mu\text{g/L}$  in September (figure 3.7, X-axes). In August, there were extreme negative and positive calibrated values measured with the chlorophyll probe that lead us to consider the absolute chlorophyll values in that month with reservation (there was a change in instruments in that month only). Interestingly, there was a proportionately higher abundance of small relative to large zooplankton in sites of high chlorophyll biomass in May. But this pattern was not maintained for the rest of the summer. Overall, both zooplankton size groups displayed a larger range of densities as well as higher densities at low chlorophyll levels than at high chlorophyll (figure 3.7). There was no effect of transect habitat section (shallow littoral, littoral, semi-littoral and pelagic) on chlorophyll biomass (data not shown).

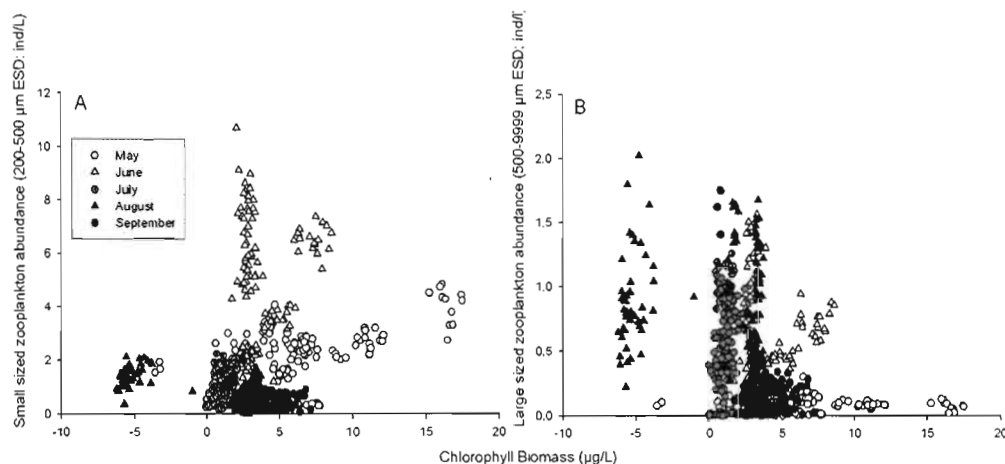


Figure 3.7 Zooplankton abundance as function of chlorophyll biomass in the pelagic zone over the entire sampling season. The left panel (A) is zooplankton abundance in small size classes (200-500  $\mu\text{m}$  ESD) and the right panel (B) is zooplankton abundance in large size classes (500-9999  $\mu\text{m}$  ESD).

Predator abundance and type changed depending on the month and transect section (figure 3.8). Predators included fish larvae, *Leptodora kindtii* and *Chaoborus punctipennis*. Fish larvae were very abundant in June and July, reaching a maximum of abundance of 0.02 individuals per litre in the shallow littoral zone in June. *Leptodora* were found in May, July and August in greater densities than fish larvae except in the shallow littoral zone where almost no *Leptodora* were found. There were very few *Chaoborus* found in all samples in comparison with fish larvae and *Leptodora*. In general there was a decrease in zooplankton abundance at a threshold level of 0.002 predators/L in semi-littoral and pelagic zone. However this threshold was not evident in the shallow littoral zone and only weakly present in littoral zone. June was different than other months because of the combination of its high abundance of zooplankton and fish larvae in the shallow littoral zone. At this point in the season, zooplankton was abundant even in the presence of predators.

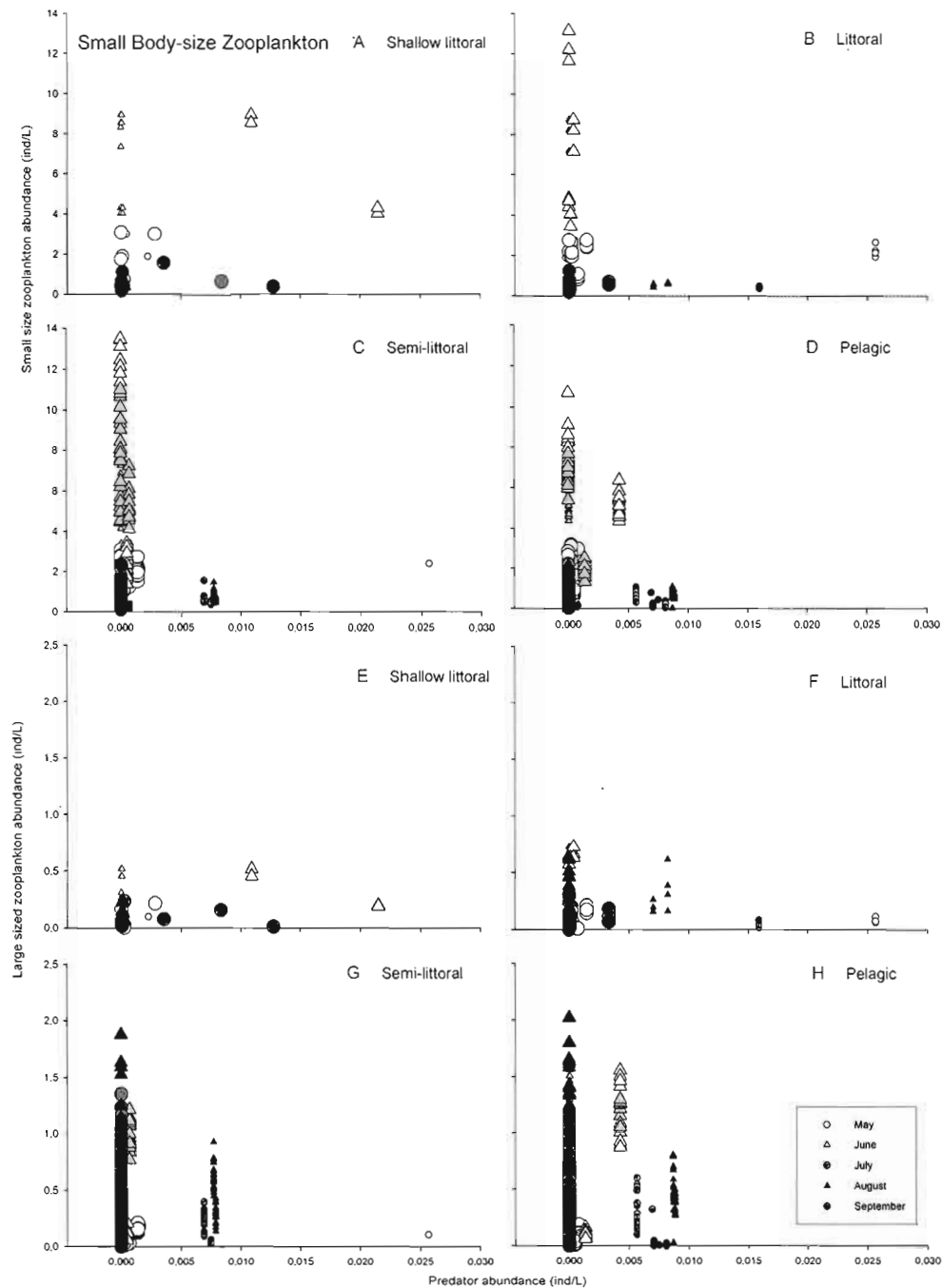


Figure 3.8 Zooplankton density as function of predator abundance by transect section (shallow littoral, littoral, semi-littoral and pelagic). The first group (panels A to D) of four panels shows results for small zooplankton (200-500  $\mu\text{m}$  ESD) and the second group (panels E to H) shows large zooplankton (500-9999  $\mu\text{m}$  ESD). Enlarged markers signal fish larva presence whereas smaller markers represent macroinvertebrates.

### 3.3.2 Explaining the Variation of Abundance of Zooplankton

Now that broad portrait of how zooplankton abundance was influenced by abiotic and biotic variables such as current velocity in the transect axis, chlorophyll biomass and predator abundance has been determined, the next step was to sort out the contribution to total variation in zooplankton density of each of these explanatory variables. As previously detailed in the Methods section, several approaches were used to partition the amount of variation in explanatory variables. In all cases, we tracked how important were current speed, chlorophyll biomass and predator abundance for explaining variation in zooplankton abundance. However different forms of the zooplankton abundance data were used in each analysis. First, we directly considered zooplankton abundance with no consideration for spatial variables. Then space was included in adding a set of spatial vectors as explanatory variables in variation partitioning or in using zooplankton abundance predicted by space as a response variable. Three different perspectives of zooplankton abundance as response variable were explored (1) total zooplankton abundance, (2) zooplankton predicted by space (3) and model of total zooplankton abundance spatial structure that also allow using only the large-scale components of zooplankton spatial structure. It should be reminded that this part focuses on explaining all size groups zooplankton abundance series.

#### 3.3.2.1 Explaining Total Zooplankton Abundance Variation

In figure 3.9, the amount of variation in total zooplankton abundance explained by currents, chlorophyll biomass and predation during different periods of the day and within different summer months is shown (notice the absence of space as an explanatory variable). Normalized currents, i.e. currents transposed on transect axis, reached their maximum explicatory capacity in June and August, explaining around 8% of zooplankton abundance variation (figure 3.9A). Evening was the time period within these months when the most (15 and 11% respectively) variation was explained. Extracting tendencies from the available chlorophyll data is difficult, because of an absence of distinct pattern, but not because of a

lack of explicative power or significance (figure 3.9B). Chlorophyll biomass explained up to 32% of the variation of zooplankton abundance of May evenings, 21 and 31% respectively of July evenings and nights, and 23% of August mornings. Chlorophyll explained very little variation in September. Finally, predator abundance seemed to be important for variation of total zooplankton abundance in May and September (days and nights) as well as during the night in June (fig. 3.9C). In general, we observed that zooplankton variation in May was related to both the influence of chlorophyll biomass and predator abundance. Variation was split between currents, chlorophyll and some predation in June. In high summer, July and August, zooplankton was clearly influenced by chlorophyll biomass and to a much lesser degree somewhat by currents. In September variation in zooplankton abundance was shaped mostly by predator abundance.

Striking differences appeared when adding space as an explanatory variable to variation partitioning. The first important point being that almost no significant relationship emerged (figure 3.10). Also, an important portion of fractions appeared to be negative and not significant. Explanatory capacity of normalized currents never reached 5% of zooplankton abundance variation explanation. The explanatory power of normalized currents seemed to be slightly higher from July to September, especially during mornings and evenings. Chlorophyll biomass, however, simply lost all ability to explain zooplankton abundance variation. Finally, predator abundance was related to variation in zooplankton abundance particularly in July and September and reached up to 10% of zooplankton abundance explanation, whereas it could barely be related to zooplankton abundance for May, June and August.

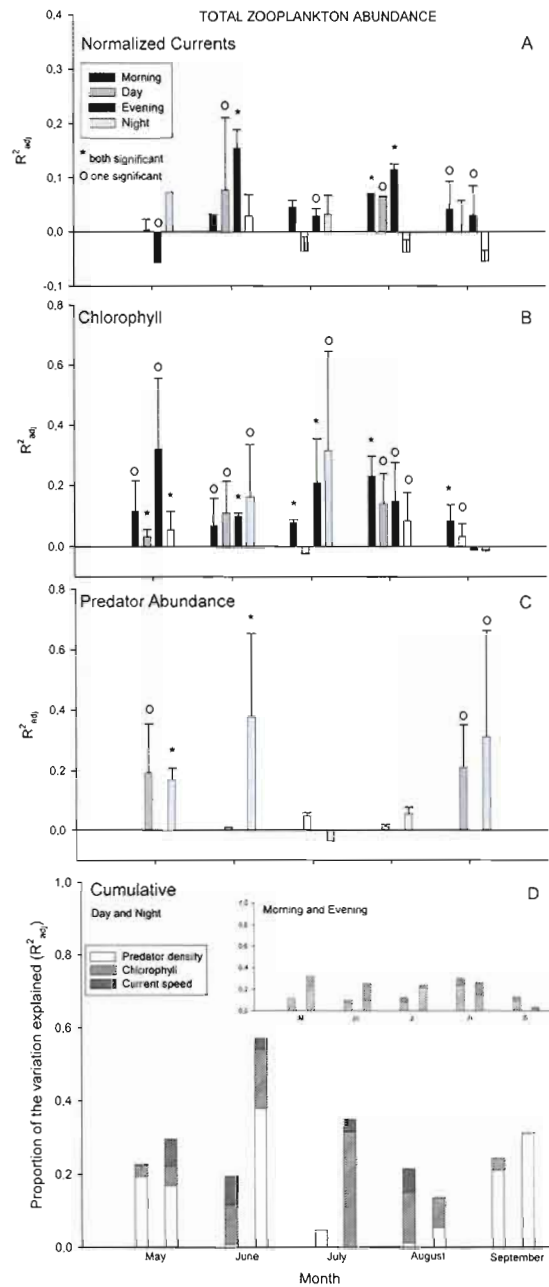


Figure 3.9 Mean variation (+ standard error) across two sampling days in zooplankton abundance explained by normalized currents, chlorophyll and predator abundance by period of day and month (no spatial variables, see fig. 3.4A). Signs above the bars indicate significance: asterisk when both sampling days were significant, circle when only one fraction was significant. Panel D shows the cumulative portion of the variation explained by the variables. The main representation only shows day and night while the inset focuses on morning and evening of each month.

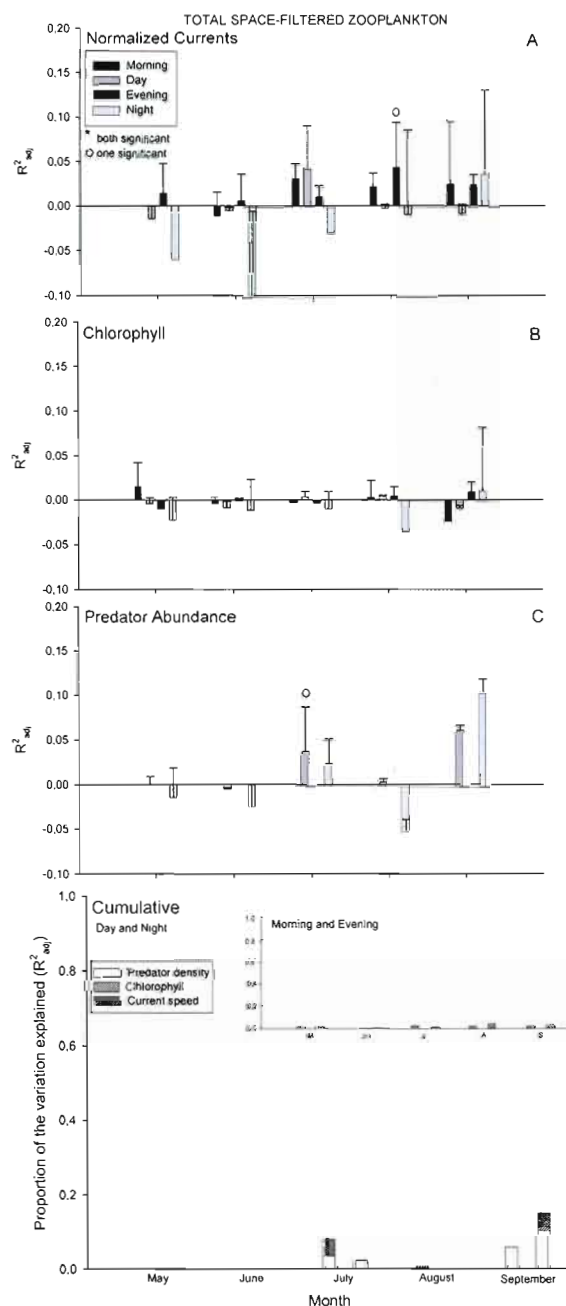


Figure 3.10 Mean variation (+ standard error) across two sampling days in zooplankton abundance explained by normalized currents, chlorophyll, predator abundance and spatial variables by period of day and month (see fig. 3.4B). Signs above the bars indicate significance: asterisk when both sampling days were significant, circle when only one fraction was significant. Panel D shows the cumulative portion of the variation explained by the variables. The main representation only shows day and night while the inset focuses on morning and evening of each month.



Variation partitioning of the response variable of zooplankton predicted by space gave a different portrait of the explanatory power of environmental variables on zooplankton spatial structure. Currents explained up to 5% of variation (mostly non-significant) and chlorophyll did a bit better with around 8% of the variation of zooplankton abundance explained (figure 3.11A and B). Nevertheless, intra-month variation (when significant) was similar to what was found in the variation partitioning of zooplankton abundance when spatial components were excluded (figure 3.9). The pattern changed however for predation as an explanatory variable in the spatial vs. non-spatial analyses. The variation of zooplankton explained by predation remained fairly constant throughout the summer at 15% (fig. 3.11C). Daytime and nighttime predator abundance in May, June and September explained similar levels of variation, whereas only nights in July and August approach a 15% level of explanation.

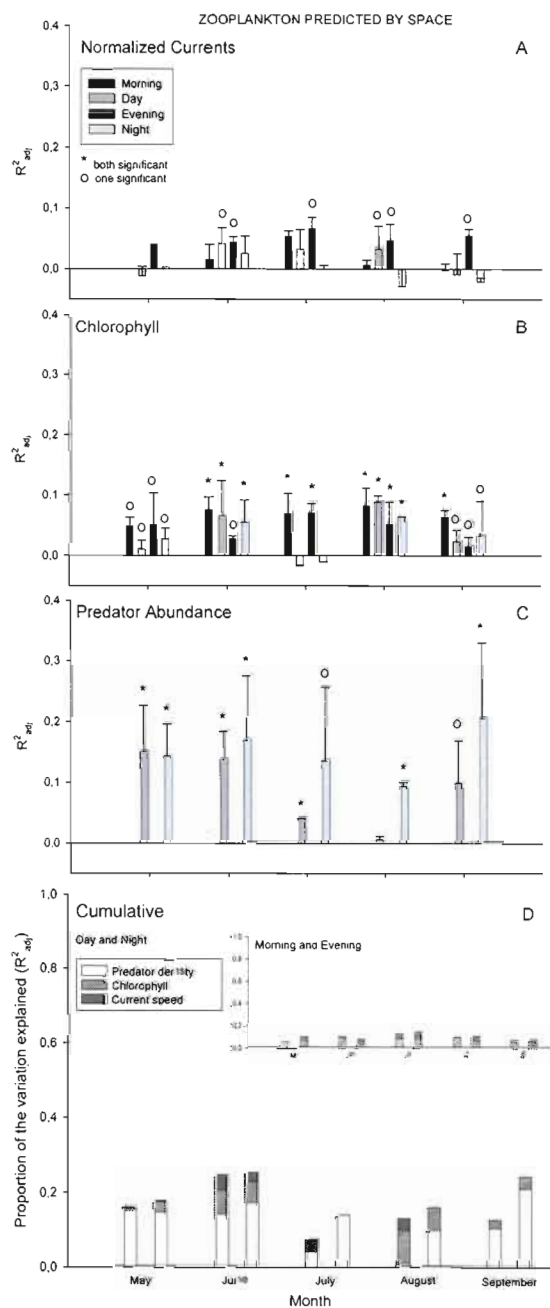


Figure 3.11 Mean variation (+ standard error) across two sampling days in zooplankton spatial structure explained by normalized currents, chlorophyll and predator abundance by period of day and month (see fig. 3.4C). Signs above the bars indicate significance: asterisk when both sampling days were significant, circle when only one fraction was significant. Panel D shows the cumulative portion of the variation explained by the variables. The main representation only shows day and night while the inset focuses on morning and evening of each month.

### 3.3.2.2 Explaining Zooplankton Variation : Zooplankton Abundance Model

The forward selection of spatial eigenvectors based on zooplankton abundance was employed to generate models of zooplankton spatial structure (figure 3.4D). The obtained models of zooplankton abundance spatial structure generally represented from 39 to 90% of variation in initial zooplankton abundance (table 3.2). However there were a couple of poorly fitting spatial structure models for the mornings and evenings of September, as well as in nights of August and September. A poorly fitting model was defined as one in which less than 30% of the zooplankton abundance was explained. Thus interpretation of the sudden and extreme explanatory power of currents in September should be tempered (figure 3.12A). Ignoring this section, June and August (days and evenings) emerged as months when currents were important to explain predicted zooplankton abundance spatial structure. It is also interesting to note that across months, predators explained predicted zooplankton abundance in the spatial model in a way that was similar to the case for zooplankton abundance in the variation partitioning without space as an explanatory variable (except for July, figure 3.9). In facts, similarities between the total zooplankton abundance graph (fig. 3.9) and the zooplankton abundance model graph (fig 3.12) was also found for chlorophyll biomass as an explanatory variable.

Table 3.2

The fit of the spatial structure model for zooplankton abundance was tested using RDA. The average  $R^2$  for the two transects for each time period are presented for the global model, and for models using only large, medium and small scale eigenvectors. Models were accepted when they explained at least 30% of zooplankton abundance. An asterisk (\*) marks unaccepted models. The number of significant  $R^2$  out of the two transect fits in each case is shown.

Month	Transect	Global		Large		Medium*		Small*	
		Model $R^2$	Nb. sign	Scale $R^2$	Nb. sign	Scale $R^2$	Nb. sign.	Scale $R^2$	Nb. sign.
May	Morning	0.44	2	0.59	2	0.16	1	0.08	0
	Day	0.55	2	0.34	2	0.10	2	0.07	1
	Evening	0.90	2	0.60	2	0.11	0	0.02	0
	Night	0.39	2	0.32	2	0.09	1	-	-
June	Morning	0.66	2	0.59	2	0.09	0	-	-
	Day	0.62	2	0.58	2	0.05	0	-	-
	Evening	0.76	2	0.63	2	0.14	1	0.03	0
	Night	0.80	2	0.46	2	0.21	2	0.00	0
July	Morning	0.46	2	0.39	2	0.20	1	0.06	1
	Day	0.65	2	0.46	2	0.12	1	0.00	0
	Evening	0.78	2	0.66	2	0.05	1	0.00	0
	Night	0.62	2	0.52	2	0.07	1	0.06	0
August	Morning	0.81	2	0.64	2	0.06	0	0.00	0
	Day	0.75	2	0.48	2	0.42	1	-0.01	0
	Evening	0.78	2	0.36	2	0.31	2	0.00	0
	Night	0.27*	2	0.21*	2	0.03	0	0.06	1
September	Morning	0.21*	2	0.08*	1	0.18	1	0.04	0
	Day	0.61	2	0.51	2	0.07	1	-	-
	Evening	0.18*	2	0.08*	1	-	-	0.29	1
	Night	0.25*	2	0.25*	2	-	-	-	-

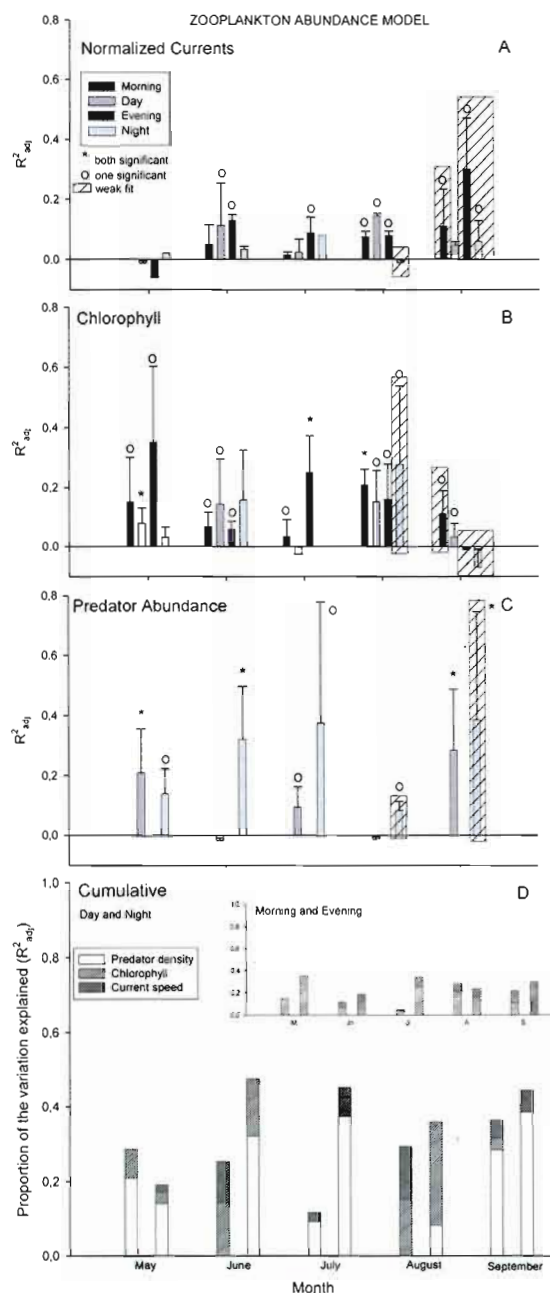


Figure 3.12 Portion of the variation of zooplankton spatial structure model explained by normalized currents, chlorophyll biomass and predator abundance depending on the period of day and sampling month (fig 3.4D, all PCNMs). Signs above the bars indicate significance: asterisk when both sampling days were significant, circle when only one fraction was significant. Standard error bars are also shown; whereas hatched sections mean that variation partitioning was done with questionable predicted zooplankton abundance (see table 3.2). Panel D is a cumulative representation of panel A, B and C.

Building a model of predicted zooplankton abundance spatial structure allowed for the extraction of large-scale spatial components of zooplankton abundance. As expected, variation partitioning of large-scale zooplankton abundance resulted in a slight increase in explanatory ability of currents, particularly marked in days and evenings of June and July (figure 3.13A). However, currents of May still explained a similar portion of variation comparable to those found for the complete spatial structure zooplankton abundance model. Because of very bad fits of the large-scale model, results for evenings in August and most of September had to be rejected (table 3.2). Chlorophyll biomass explained a higher portion of variation in large-scale zooplankton abundance (figure 3.13B) than was observed in the all-scale zooplankton abundance model (figure 3.12B). However variation in explanatory capacity between different moments of the day remained similar in both spatial structure models. Finally, bringing the large-scale perspective did not allow a higher contribution of predator abundance in explaining zooplankton spatial structure.

To summarize, variation partitioning of zooplankton abundance without spatial variables generally resulted in a higher portion of zooplankton variation explained by potential driving variables (currents, chlorophyll biomass and predator abundance) than its equivalent with space as an added explanatory variable. However it is more than necessary to consider spatial variables in such a study. Using zooplankton predicted by space as a response variable proved to be a good avenue to explore our data with around 5% of its variation found to be related to currents, around 8% to chlorophyll biomass and more or less 15% related to predator abundance (fig. 3.11). The creation of a model of zooplankton spatial structure, allowed us to isolate large-scale zooplankton spatial structure, showing an emphasis on the contribution of currents to large-scale zooplankton spatial structure in the data.

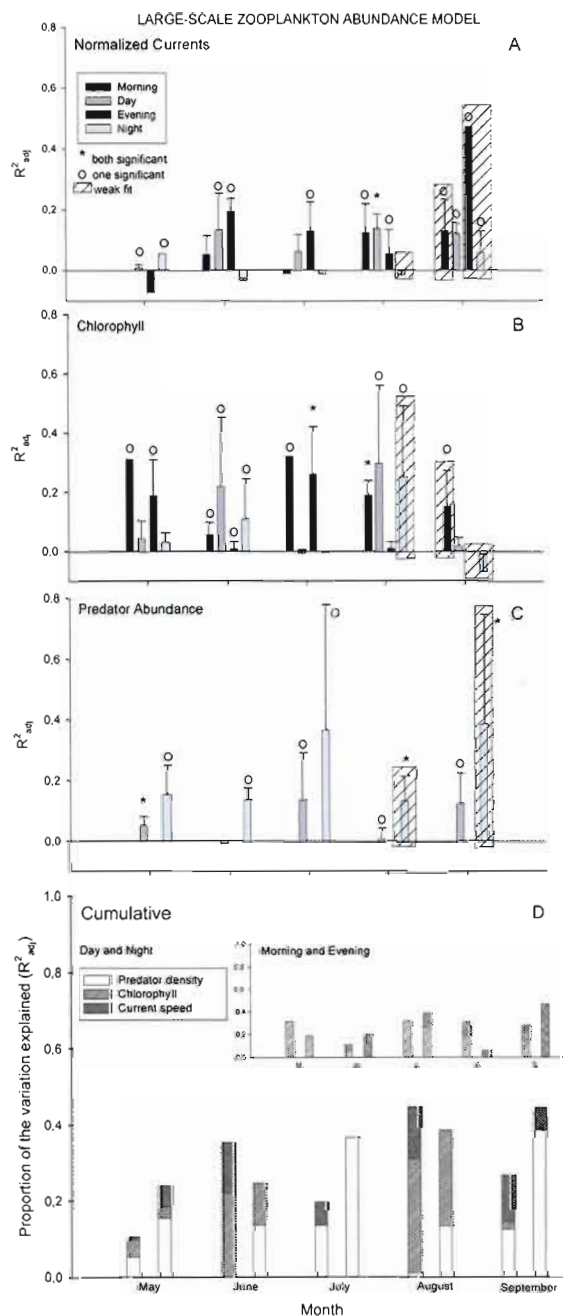


Figure 3.13 Portion of the variation of the large-scale zooplankton abundance model explained by normalized currents (panel A), chlorophyll biomass (panel B) and predator abundance (panel C) depending on period of day and sampling month (see fig 3.4D, large-scale PCNMs solely). Signs above the bars indicate significance: asterisk when both sampling days were significant, circle when only one fraction was significant. Standard error bars are also shown; whereas hatched sections mean that variation partitioning was done with questionable predicted zooplankton abundance (see table 3.2). Panel D is a cumulative representation of panel A, B and C.

### 3.3.3 Variation in Abundance of Zooplankton Size Classes

The examination of zooplankton abundance patterns by size classes confirmed what was already observed in whole zooplankton abundance for both space-filtered zooplankton abundance and zooplankton spatial structure, while bringing further nuances. Results presented here show separately the importance of each one of the explanatory variables (current, chlorophyll biomass and predator abundance) to explain the variations in zooplankton spatial structure in three size groups (300-500, 500-750 and 750-1500  $\mu\text{m}$  ESD). The focus was put on results obtained from variation partitioning of zooplankton predicted by space for each size groups using currents, chlorophyll biomass and predator abundance as explanatory variables. It is also possible to refer to variation partitioning of space-filtered zooplankton abundance by size groups in appendix C.

#### 3.3.3.1 Normalized Currents

The response of zooplankton spatial structure of each size groups to current speed can be examined by month. In spring and autumn (May and September), spatial structure of all size classes was not much explained by currents (figure 3.14A to C and figure 3.15). In June and August, an average of around 10% of the spatial structure variation in small sized zooplankton was explained by currents. Such a pattern seemed to hold for larger zooplankton size groups. Currents in July explained very little of the variation in spatial structure of small and large body size zooplankton (300 to 500 and 750 to 1500  $\mu\text{m}$  ESD), while currents explained 14 and 10% of the variation in medium zooplankton (500-750  $\mu\text{m}$  ESD) predicted by space during the day and evening respectively. In all cases, there was strong intra-day variation in the percentage of variation explained with the exception of August, in which explained variation remained fairly constant throughout the day. It was also interesting to note that, to a certain extent, evenings were the periods of day when currents explained the greatest portion of zooplankton variation. Overall, currents did not seem to be particularly influential in explaining variation in spatial structure of a specific zooplankton size group.



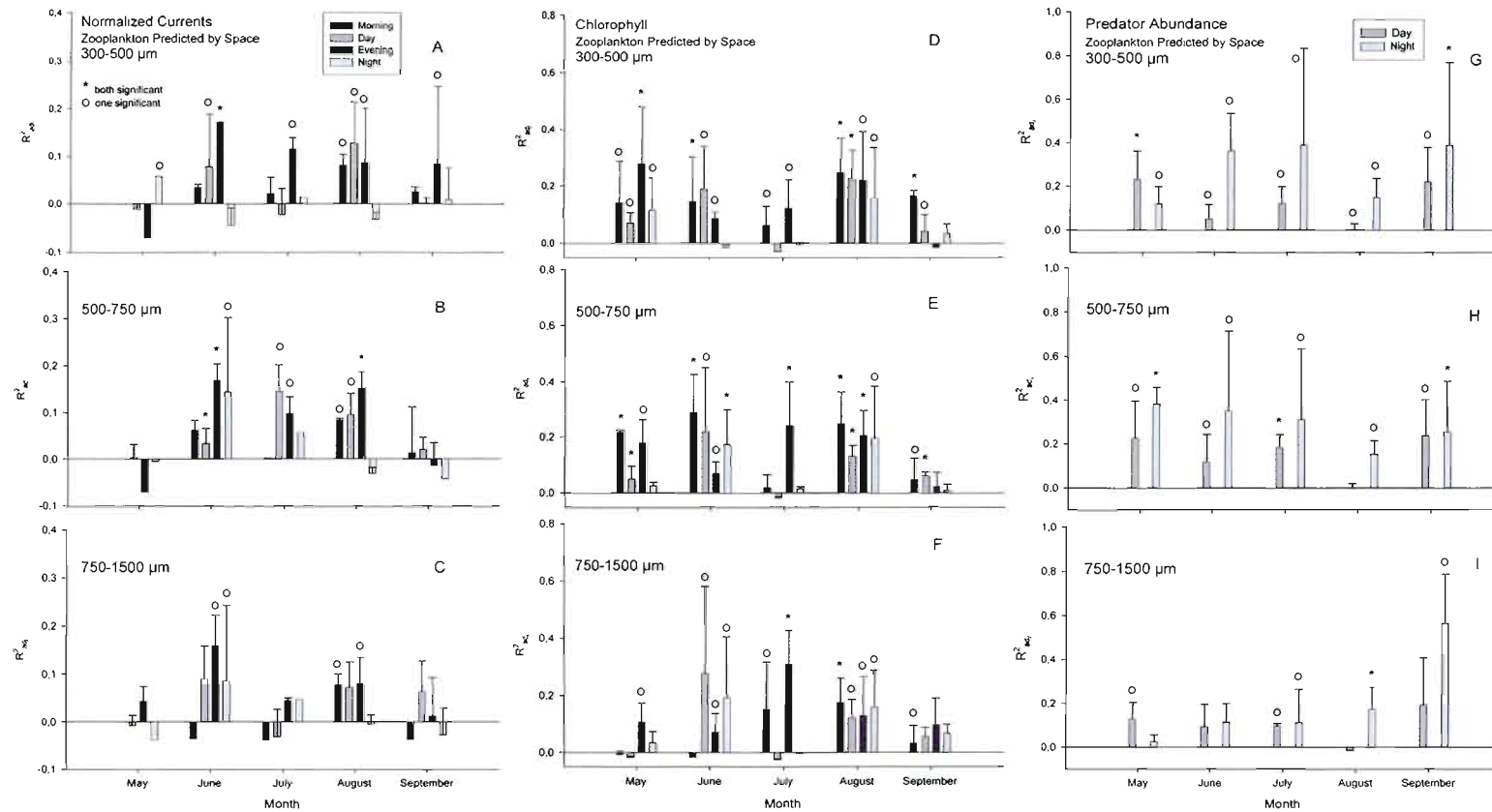


Figure 3.14 Mean variation (+ standard errors) across two sampling days in zooplankton spatial structure for zooplankton size classes (predicted by space as in fig. 3.4C, size-class approach) explained by normalized current speed (A to C), chlorophyll (D to F) and predator abundance (G to I) by time of day and month. Top panels (A, D, G) show explained variation for small (300-500  $\mu\text{m}$ ), the central panels (B, E, H) for medium (500-750  $\mu\text{m}$ ) and the bottom panels (C, F, I) for large sized zooplankton (750-1500  $\mu\text{m}$ ). Signs above the bars indicate significance: asterisk when both sampling days were significant, circle when only one fraction was significant. Note the differences in scale.

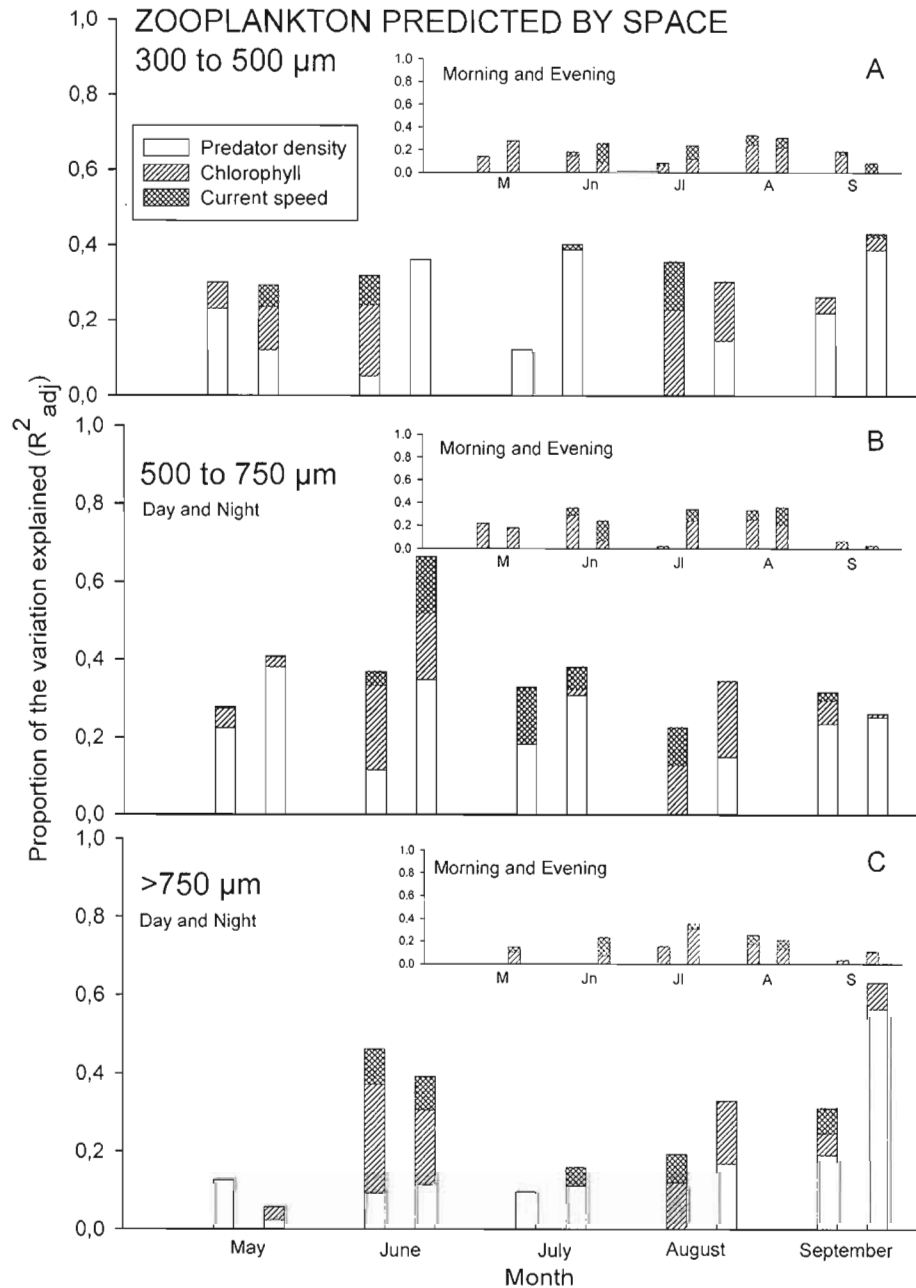


Figure 3.15 Cumulative portion of the variation of zooplankton by size groups explained by current speed, chlorophyll biomass and predator density (cumulative representation of fig 3.14). Main representations only show day and night while insets focus on morning and evening of each month. Panel A details variation in small (300 to 500  $\mu\text{m}$ ) zooplankton, panel B does it for medium body size zooplankton (500 to 750  $\mu\text{m}$ ) and panel C resumes the variation in large zooplankton (>750  $\mu\text{m}$ ).

### 3.3.3.2 Chlorophyll Biomass

In general, chlorophyll biomass explained better spatial structure in small and medium sized zooplankton (figure 3.14D and E). Exceptionally, chlorophyll biomass explained well only the large size zooplankton spatial structure in July (figure 3.14F). Variation explained by chlorophyll biomass tended to reach its maximum for small size zooplankton in May, whereas it was best related to medium and large zooplankton in June and solely large zooplankton in July. Chlorophyll biomass for August seemed to be slightly more related to small zooplankton spatial structure than to large zooplankton spatial structure. Notice that chlorophyll biomass never explained much variation in zooplankton spatial structure for all size classes in September. When looking at the intra-day variation, two striking observations came to mind. First is the important explanatory capacity of chlorophyll biomass during evenings in July and the second being the intra-day stability of August for all size classes.

### 3.3.3.3 Predator Abundance

The portion of zooplankton spatial structure explained by predator abundance clearly changed depending on zooplankton size (figure 3.14G to H and figure 3.15). Daytime patterns for small and medium sized zooplankton showed higher portion of variation explained (~20%) in May and September while daytime variation was not found to be important in other months. Night-time patterns showed larger extent but also greater variety. Up to 39% of variation in small zooplankton spatial structure was explained by predator abundance at night in June, July and September. In medium-sized zooplankton, predator abundance at night in May, June and July explained 38, 35 and 31% of the variation respectively. For large zooplankton it was in September that the greatest portion of large zooplankton (56%) was explained by predator abundance. Interestingly, nighttime predator abundance is mostly important during the first half of the summer plus September for small and medium zooplankton size while it was particularly related to zooplankton spatial structure at the end of summer (September) for large zooplankton.

### 3.3.4 Linking Patterns of Spatio-Temporal Structure with Explanatory Variables

Here it was attempted to link spatio-temporal structure of zooplankton as described using variography and the possible explanatory variables (currents, chlorophyll biomass and predator abundance). As seen in the previous chapter, we examined the range of autocorrelation extracted from semivariograms of each transect, against period of the day in order to represent spatio-temporal structure. Figure 3.16 represents intra-day and inter-month fluctuations of autocorrelation range in 2006 with the results of August 2005 (Chapter II) shown for comparison. The weekly patterns in values for 2006 were not as neatly defined as they were in August 2005. However, there was still a lot of information in 2006 zooplankton spatio-temporal structure. There was a tendency for the autocorrelation range in May to be larger during daytime and nighttime than during morning and evening. The opposite pattern was observed in June and especially in August: autocorrelation span in total zooplankton abundance was extended in morning and evening and less important during daytime and nighttime. In July there was very little variation within the day in the range of autocorrelation. Finally, September 2006 showed the pattern most similar to that observed in August 2005 with an increase in autocorrelation range with time of day although with less of an effect.

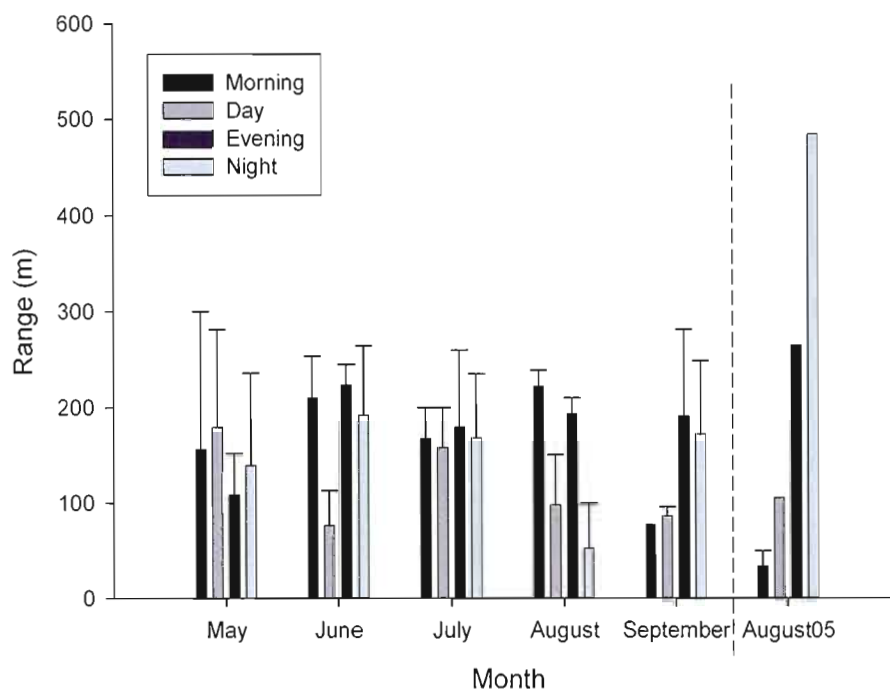


Figure 3.16 Changes in the range of autocorrelation of zooplankton abundance as a measure of zooplankton spatial structure for different times of day in each sampling month. The results from August 2005 are presented for comparison. Standard error bars are also shown.

Results of the association of main explanatory variable to autocorrelation range are given in table 3.3. This table was obtained in calculating the average range at which each explanatory variable has a greater portion of the variation explained. Main explanatory variables were sorted from two different sources: variation partitioning of zooplankton predicted by space and partitioning of space-filtered zooplankton abundance (with space as an explanatory variable). The explanatory variables from the first source accounted for spatial structure whereas the second source was filtered from the influence of space. In both cases, current speed was the main explanatory variable, with the largest mean range (table 3.3). However the pre-eminence of currents is less important in the space-filtered section. In fact, the difference between the average autocorrelation range is less important overall in the space-filtered section. Evenings were the period of day when the autocorrelation range was highest (table 3.4). Chlorophyll biomass and the combination of chlorophyll with currents as

main explanatory variable were associated with smaller and quite similar average ranges of autocorrelation. Finally, predator abundance was the explanatory variable associated with the smallest autocorrelation range in the first column while the smallest autocorrelation range was associated with chlorophyll biomass when the space-filtered response variable was used (table 3.3). Within the day, the average range of autocorrelation was smallest at noon (table 3.4).

Table 3.3

Average autocorrelation range (m) for explanatory variables selected from variation partitioning of zooplankton abundance predicted by space and space-filtered zooplankton abundance.

Explanatory Variable	Zooplankton Abundance Predicted by Space		Space-filtered zooplankton abundance	
	Average Range (m)	Standard Error	Average Range (m)	Standard Error
Chlorophyll Biomass ( $\mu\text{g/L}$ )	154.94	23.76	126.85	28.86
Current (cm/s)	206.79	16.29	168.67	16.28
Predator Abundance (ind/L)	135.74	16.91	151.03	21.70

Table 3.4

Period of the day and their associated average autocorrelation range (m).

Transect	Average Range (m)	Standard Error
Morning (6:00 am)	166.30	20.42
Day (12:00 pm)	119.48	25.53
Evening (6:00 pm)	178.80	24.49
Night (00:00 am)	144.40	19.00

### 3.4 Discussion

In the following section, different aspects of the results will be explored through a general discussion of the effects of currents, chlorophyll biomass and predator abundance on zooplankton abundance including a discussion of the scales at which explanatory variables were the most appropriate, as well as the maximum autocorrelation range of associated factors. The nuances in the information obtained by variation partitioning using various sets of explanatory variables will be discussed and suggestions for future work will be made.

Because spatial structuring is relevant to the functioning of ecosystems in ecology, it is evident that data processing should have the ability to cope with underlying spatial structure in data sets (Wiens, 1989; Legendre et Legendre, 1998). In this current study, it was particularly interesting to identify the portion of zooplankton density variation explained by environmental variables versus the portion of zooplankton spatial structure variation related to the same environmental variables. Such a concern was fundamental because of its implication when it comes time to build a model or make predictions. However it became evident that zooplankton abundance was so highly spatially structured that we had to focus on explaining variation in zooplankton spatial structure rather than explaining variation in zooplankton abundance itself. The search for the processes underlying spatial structure is still a debated subject in the statistical literature and the reflexion presented here will “add fuel to the fire” of the theoretical discussion.

#### 3.4.1 General Discussion

Zooplankton spatial structure was observed to change over the course of the open water months. It appeared that the contributions of environmental variables to the spatial structure also changed throughout the summer season and over the course of the day.

#### 3.4.1.1 Currents

Currents are generally thought to play a very important role for zooplankton spatial structure. Our goal was to see whether currents would continue to be an overwhelming factor even in a relatively small wind-sheltered bay. Our study demonstrate that currents are only a part of the explanation for zooplankton distribution at scales that more closely resemble spatial scales at which zooplankton functions in terms of their behaviour, mobility and trophic ecology. The largest spatial scale employed in this project was 200 to 400 m, which corresponds with the smaller resolutions in other studies: 150 m (Colebrook, 1960), 1 km (George et Winfield, 2000) and 240 m (Thackeray *et al.*, 2004). This could also be why currents are generally thought to be so important in the literature.

Over time, the variation explained by current data was also found to be quite constant over short time scales along the transect line: there was no variation particular to a transect section for a same sampling week. However, average normalized current speed did change over the course of the season and so did the zooplankton abundance spatial structure. Currents in July were most important for large-scale zooplankton variation. In July there was an especially strong current towards the pelagic zone (figure 3.6). This month showed exceptionally clear orientation and strength of currents. However it was not sufficient to see a clear implication of currents in zooplankton spatia structure, even at large scale for this month.

Also currents did not seem to be a more important driver for one particular size group. This means that zooplankton of all body-size are influenced by currents to a similar extent. This is consistent with the observations of downwind accumulation of zooplankton found in the literature, even if currents occurring in Green Bay, lake Memphremagog, were of a totally different scope (Kaevats *et al.*, 2005).



#### 3.4.1.2 Chlorophyll Biomass

Chlorophyll biomass is usually considered as a particularly efficient explanatory variable of zooplankton structure on short spatial scales, 0 to 8 m (Pinel-Alloul et Pont, 1991). Paradoxically, it can also be related to large scale spatial structure, >1 km (Pinel-Alloul, 1995). Here, chlorophyll biomass was found to be especially efficient in explaining large-scale zooplankton spatial structure. The influence on large-scale zooplankton spatial structure was observed mainly in May. The important difference between May and the other sampled months was not only the extent of variation in chlorophyll biomass in time but also along the transect. It is possible that a variable showing more variation would be more easily related to variation in zooplankton spatial structure. There was also a clear relationship between small body-size zooplankton and high chlorophyll biomass in May and to a lesser extent in June. When focusing on small scale spatial structure for each size class of zooplankton, chlorophyll biomass was found to be important for 300 to 750  $\mu\text{m}$  ESD zooplankton in May and for 500 to 1500  $\mu\text{m}$  ESD zooplankton in June (figure 3.15), which is similar to what was observed for overall zooplankton abundance (figure 3.7). Clearly, chlorophyll biomass was of a certain importance in explaining the small-scale spatial structure of zooplankton. However at larger spatial scale, chlorophyll biomass is related to a more important portion of variations in zooplankton spatial structure, especially in May and July. The strong influence of chlorophyll biomass on large-scale zooplankton spatial structure is the opposite of what was expected and it confirmed that chlorophyll biomass is not that much a local explanatory variable.

#### 3.4.1.3 Predator Abundance

Predator abundance was expected to most greatly influence zooplankton abundance locally. The present study focused on fish larvae and macroinvertebrates, namely *Leptodora* and *Chaoborus*, since these were the most important plankton predators present in the lake. Predator abundance was related to a significant decline in zooplankton abundance at a

threshold of 0.002 ind/L. A similar threshold was found for *Bythotrephes longimanus*, an invasive planktivorous macrozooplankton, which causes significant declines in cladoceran abundance at abundances greater than this threshold (Boudreau et Yan, 2003). Interestingly, this 0.002 predator/L threshold was not observed in the shallow littoral zone, probably because of the high density of macrophytes, providing structures to hide from predation (Burks *et al.*, 2001; Burks *et al.*, 2002).

The contribution of predation to zooplankton spatial structure was quite constant for daytime and nighttime in May, June and September. The equivalent contribution for daytime and nighttime was somewhat surprising given that predators were expected to have a greater role at night (Voss et Mumm, 1999; Chang et Hanazato, 2004). In our study, predators were most abundant in our nets at night and in parallel, zooplankton was generally less abundant at these times. For the upper pelagic zone, this last result is surprising since it is the inverse of the usually observed pattern where diel vertical migration (DVM) is present in zooplankton (Russel, 1926; Pennack, 1978; Ringelberg, 1993a). May and June were characterized by the dominance of fish larvae as zooplankton predators, as expected based on fish life history (Mehner et Thiel, 1999). However, fish larvae abundance rarely reached the threshold of 0.002 ind/L early in the season after which we (in other months), and others (Boudreau et Yan, 2003), have observed significant declines in zooplankton abundance. This lack of abundant predators could explain why there was an equivalent contribution of predator abundance to explain zooplankton spatial structure for daytime and nighttime in May and June. In July and August, the invertebrate predator *Leptodora* easily reached this threshold at night, resulting in a stronger relationship between predator abundance and zooplankton spatial structure at night. As mentioned earlier, we observed higher abundance of predators (fish larvae, YOY, chaoborids and *Leptodora*) in our nets at night at all times. This could be attributable to avoidance of the net during the day, particularly for young-of-the-year (YOY) fish larva that could see the net. However the fact that zooplankton, particularly large body size zooplankton (>500  $\mu\text{m}$  ESD), were found to be more abundant during the day support the idea that there is probably little plankton predation in the top layer of the bay during the day.

The impact of predators varied throughout the summer. In early summer, fish larvae are generally largely gape-limited and consequently, they are known to more greatly affect the abundance of small zooplankton such as rotifers, copepodids and small cladocerans (Mehner et Thiel, 1999). Such a relationship between variation in predator abundance and variation in small zooplankton spatial structure was observed in the partitioning of zooplankton spatial structure by size groups in the early summer months. Later on in the summer as fish larvae grow, YOY fish should become able to eat larger zooplankton but also to do so more selectively (Mehner et Thiel, 1999). Also, larger YOY fish are likely to be better at escaping detection with net sampling given their more developed swimming skills. We observed an important role of predator abundance in September for all zooplankton sizes, but especially for the spatial structure in large body-sizes. This was despite the fact that no predators were found in September except for *Leptodora*, which did exceed the predator abundance threshold of 0.002 ind/L in the pelagic zone at night. Again, the lack of fish predators is likely due to detection issues with our sampling gear. However, if fish are using the same habitat as *Leptodora* to hunt zooplankton, this could complement the strong predator effect in September. Others have also found a stronger fish predation impact in late summer and fall on large body size zooplankton because YOY are more efficient and selective hunters and they individually eat a larger quantity of zooplankton (Boersma *et al.*, 1996; Mehner et Thiel, 1999).

Coefficients of regression from the all scale RDA's gave complementary information for periods when all biotic data were collected (noon and midnight sampling) (Appendix B.1). A range of both positive and negative coefficients were found, as might be expected given that the correlation between predator and prey (i.e. zooplankton and phytoplankton or fish and zooplankton) could be negative if feeding in a particular site has occurred for a while or this relationship could be positive if predators have recently arrived at a site of high prey density. Some results of note include that in general, larger coefficients for predators were seen mostly at night (with the exception of the spring and autumn months), suggesting stronger interactions at these times. For invertebrate predators stronger positive interactions were more common, whereas for chlorophyll stronger negative interactions were more commonly

observed than positive ones. Finally for currents, both positive and negative coefficients were observed in most months.

### 3.4.2 Effects of Scale

The effect of water currents on zooplankton structure became more apparent at large spatial scales (figure 3.13). Remember that scale sizes were arbitrarily defined to small (0 to 100 m), medium (100 to 200 m) and large (200 to 400 m) in the Eigenvector Map procedure to construct spatial models of the zooplankton data. In the literature, 10 m to 1 km has been previously defined as coarse scale for much larger systems than Green Bay (Pinel-Alloul, 1995). Given the size of the bay under study here, a different range of scales were used that were more appropriate to the system. Current did a better job in explaining zooplankton spatial structure using large scale eigenvectors (200 to 400 m) than was the case when all eigenvector components were used in the “global” variation partitioning. This is consistent with what was found in the literature (Colebrook, 1960; Pinel-Alloul, 1995; George et al., 2000; Thackeray *et al.*, 2004). And it was particularly the case in July, when there was a strong current on the transect axis throughout the entire sampling week.

During the month of May (highest chlorophyll biomass encountered), the greatest response in zooplankton to chlorophyll was also observed at the largest scale. On the other hand, the ability of predator abundance to explain zooplankton spatial structure did not vary with scale. One important observation arising from these analyses is that the scale at which spatial structure of zooplankton abundance is best explained by various potential driving variables could change depending on when in the season the system is observed.

The efficiency of the Eigenvectors Maps procedure to generate fine scale eigenvectors is of some concern for two reasons: first, several authors have noted that Principal Coordinates of Neighbour Matrices (PCNM) is inefficient at capturing fine scale components of spatial structure (Borcard *et al.*, 2004; Bellier *et al.*, 2007). However, although the Eigenvector Map

procedure is similar, it is not the same as PCNM (Dray *et al.*, 2006). Second, here we were unable to construct valid small and medium scale spatially structured zooplankton models. In fact, models at small and medium scales were only slightly representative of zooplankton abundance itself and were not successful at finding which environmental variable shaped zooplankton spatial structure. It is not clear why it was the case. It could be because of the presence of remaining linear trend which could have monopolised most of the spatial variables (Borcard *et al.*, 2004).

Here again, coefficients of regression (RDA) on large scale modeled data obtained when biotic data were full present (noon and midnight samplings) could bring extra information (Appendix B.2). The important thing to note at large scales include that in general, only negative coefficients for fish predators were observed in May and at night in June and July suggesting stronger negative effects of YOY fish on zooplankton at these times while positive coefficients were more common late in the summer. Again, many of the coefficients with invertebrate predators were positive suggesting that they are affected by similar processes as zooplankton (either through active or passive movement). In later summer (August and September), coefficients with chlorophyll were generally negative with more variation in the direction of values in the earlier summer months. Where stronger coefficients were observed in the effect of currents, these were more often positive (although not exclusively).

### 3.4.3 Autocorrelation Ranges and Associated Factors

An important question we sought to answer is whether there were important associations between spatial structure (approximately represented by maximum autocorrelation range, from variography) and our measured environmental variables; the question addressed with more limited scope in the previous chapter (chapter II). Given that within an autocorrelation range, zooplankton abundance is more or less similar between sites than what could be expected by chance, this definition suggest that there could be an underlying process acting

on a similar scale as the one covered by the autocorrelation range. Following this logic, currents were found to be the environmental variable associated to the largest range or scale of autocorrelation and evenings were the period of the day with the widest range of autocorrelation. The link between those two elements was already observed elsewhere in the results. These results are also agreement with the literature, wherein zooplankton structure is generally best explained by currents at larger scales because of a strong link between currents and wind (Colebrook, 1960; Pinel-Alloul, 1995; George et Winfield, 2000; Thackeray *et al.*, 2004). Quite often, winds are used as a proxy for currents and *vice versa*. However, even if evenings are generally characterised by calmer winds, we found evenings to be related to an important effect of currents on zooplankton spatial structure. It seems that after winds have calmed down, currents are still circulating, but gradually slowing down. When focusing only on large-scale zooplankton spatial structure, the contribution of currents proved to be greater during the day. Thus, evening was the period when currents were related to a larger portion of the variation in “all-scale” zooplankton spatial structure as well as the period associated with a larger autocorrelation range.

The shortest autocorrelation range occurred during the day and was also related to predator abundance. Zooplankton predators are already known to influence zooplankton abundance locally (White, 1998; George et Winfield, 2000). On the other hand the association with daylight hours is at first glance, surprising. Fish larvae, YOY, *Leptodora* and chaoborids are also the subject of predation by larger organisms and usually tend to hide in darker waters or macrophytes during daylight hours (Dörner *et al.*, 1999; Chang et Hanazato, 2004; Lopez et Zoppi de Roa, 2005). However, since many use visual cues to hunt for zooplankton, the high light levels of the day period could improve the efficiency of these predators on small scales.

After all we remain cautious about the conclusions drawn on the mean autocorrelation range associated to the different environmental variables and periods of the day since the values are low and similar. Also, while it is tempting to associate currents and evening hours because of a potential explanation, it is more difficult to justify such linkages between other

explanatory variables and moments of the day. Links for others variables and times of day are somewhat less clear.

Finally the autocorrelation range of total zooplankton abundance along the transect of August 2005 (chapter II) was noted to be very similar to the autocorrelation range found in September 2006. In fact the two sampling weeks corresponded more or less to the same period of the summer, August 2005 corresponding to August 22<sup>th</sup> and 24<sup>th</sup> 2005 and September 2006 to the 4<sup>th</sup> and 6<sup>th</sup> of September 2006. This raised the question of year-to-year similar spatial structure. Is it possible that zooplankton spatial structure follows similar patterns over the years? There is not enough data to further speculate and, as far as we know, there are no studies of the regularity in fluctuations of zooplankton spatial structure on a year-to-year basis. However, if such patterns as we observed here are representative of typical processes in lakes, the conservative nature of phytoplankton growth, predator biology and local climate (on year-to-year timescales) suggest that spatial structure in zooplankton should repeat itself annually.

#### 3.4.4 Caveats

There is still a long way to go before being able to tell with great certainty which processes are underlying zooplankton spatial structure. The goal here was to suggest and point out relationships that could lead to further understanding of ultimate drivers of zooplankton spatial structure. Obviously that was done but some aspects would need further improvements. A lot of questions remain for explaining very fine scale zooplankton spatial structure. In fact, it proved to be quite a complex issue to model very fine scale zooplankton spatial structure using spatial variables. Such a concern is already present in the literature and there should be work towards a solution for these types of ecological problems and data. It was also found that even with only three explanatory variables plus space that the sampling and modelling tasks were not straightforward, and yet these variables proved to be not always satisfactorily sufficient to explain zooplankton spatial structure. Two possibilities are

presented: to add more variables or to select variables more carefully. Adding more variables would likely lead to intractable statistical results as well as requiring a lot of effort. Another avenue for future work would be to find variables that regroup similar processes together in order to cover a maximum of the explained variation, similar to what spatial variables do. We are far from an approach that would allow for this but it is possible that it will be necessary to address such questions in a fundamentally different way in order to gain a better understanding of the giant mixture of variables that is spatial structure.

### 3.5 Conclusion

We found zooplankton spatial structure to be related to currents, chlorophyll biomass and predator abundance to various extents, depending on time and spatial scaling. Currents proved to be an influence on zooplankton spatial structure in evenings at fine resolutions as well as to be an important driver of large-scale zooplankton spatial structure. Chlorophyll biomass was also related to large-scale zooplankton spatial structure, especially related to medium and small body-size zooplankton spatial structure. Predator abundance was particularly related to zooplankton spatial structure on finer scales and was of greater influence in May, June and September. The results of this study are important given the fact that it was decided to study factors influencing zooplankton spatial structure in a small wind-sheltered bay in order to both allow the use of intermediate and fine scale resolutions, as well as avoiding the dominating and potentially masking effect of currents (winds) on the other variables. Another key contribution of this work is that the influence of currents, chlorophyll biomass and predator abundance on zooplankton spatial structure was followed at two temporal scales, at intra-day and inter-month resolutions. No study to our knowledge put emphasis on temporal variation of zooplankton spatial structure. Finally high technology instruments enabled a less invasive sampling technique.



## CHAPITRE IV

### EXPLORATION DES PATRONS DE DISTRIBUTION VERTICALE DU ZOOPLANKTON DANS LE TEMPS ET L'ESPACE

#### 4.1 Introduction

Une particularité du domaine aquatique en termes de distribution spatiale des communautés réside dans la possibilité de déplacements verticaux. Cette réalité tridimensionnelle de la distribution des organismes en milieu aquatique pose un défi à l'étude de la structure spatiale du zooplancton. Il devient nécessaire d'ajouter un axe supplémentaire à l'habituelle approche par plan. Une alternative à l'ajout d'un axe réside dans la comparaison de deux plans complémentaires. C'est ce qui est proposé dans le présent chapitre. À l'étude détaillée de la structure spatiale horizontale du zooplancton, s'ajoute le portrait rapide de la structure spatiale verticale.

Grand cas a été fait de l'hétérogénéité spatiale horizontale du zooplancton dans le présent mémoire. Par contre, l'hétérogénéité spatiale maximale est généralement rencontrée sur l'axe vertical, l'axe de la profondeur (Pinel-Alloul et Pont, 1991). Ces vingt dernières années, beaucoup d'efforts ont été mis dans l'identification et la quantification des variables responsables de la distribution spatiale verticale du zooplancton lacustre. Les variables environnementales importantes pour expliquer l'hétérogénéité verticale du zooplancton se déclinent comme étant la température (Mehner *et al.*, 2005), la thermocline (9 à 22% de la variation de la structure de la communauté, Thackeray *et al.*, 2005)

ou la profondeur de l'échantillon (31 à 39% de la variation spatiale, Pinel-Alloul *et al.*, 2004). Dans tous les cas, il s'agit d'une variable qui décrit la stratification physico-chimique présente dans la colonne d'eau l'été. Ce type de variable témoigne aussi du gradient vertical d'oxygène dissous. Donc l'ensemble des facteurs abiotiques environnementaux qui varient avec la profondeur se retrouve sous une même bannière. Or la température peut aussi avoir une influence sur des facteurs biotiques tels le choix du moment et l'amplitude de la migration journalière verticale, ou DVM (Mehner *et al.*, 2005).

Les variables biotiques sont en partie tributaires de la structure physico-chimique de la colonne d'eau. Malgré tout, la planctivorie et les ressources alimentaires ont un rôle à jouer quant à la régulation de la structure ainsi que la dispersion de la communauté zooplanctonique (Masson *et al.*, 2004). Ce rôle devient particulièrement intéressant quand entrent en scène des comportements particuliers du zooplancton comme la DVM. En effet, un patron distinct de migration verticale du zooplancton existe pour les grandes daphnies et les espèces de zooplancton de plus petite taille étant donné que la première population est plus sensible que les autres à la prédation (Angeli *et al.*, 1995; Masson *et al.*, 2001). Ainsi la présence de prédateurs influence à la fois la distribution verticale en enclenchant la DVM, un comportement visant à diminuer la pression de prédation, mais aussi en diminuant la densité du zooplancton suite à leur consommation par les planctonivores (Masson *et al.*, 2001). Une situation similaire de patrons distincts est retrouvée dans le cas des ressources alimentaires. Il peut arriver qu'il y ait des patrons verticaux différents chez deux espèces dans le but d'utiliser plus efficacement une seule et même ressource (Angeli *et al.*, 1995). En bref, la position du zooplancton dans la colonne d'eau peut refléter l'interaction de différentes variables. Par exemple, les daphnies vont souvent chercher refuge contre la prédation en profondeur. Or la profondeur du refuge est fonction de la meilleure combinaison entre des ressources abondantes et une température plutôt chaude que froide (Hembre et Megard, 2003).

La stratification change au cours de la saison (Lampert et Sommer, 1997). Tout comme varie la distribution des planctonivores pendant la journée ainsi que la densité des

planctonivores et des ressources au cours de la saison (chapitre III). Par conséquent, la structure verticale du zooplancton devrait être elle aussi sujette à des changements temporels (Gélinas *et al.*, 2007). Ce dernier aspect a été légèrement abordé dans la littérature en ce qui a trait à la stratification (Thackeray *et al.*, 2006) alors que la nécessité de suivis temporels a été relevée (Masson *et al.*, 2001).

La table étant mise, il est dès lors intéressant de se questionner sur les types de patrons qui seront rencontrés dans la baie Verte du lac Memphrémagog sur le plan vertical, et ce, dépendamment du groupe de taille de zooplancton. Le volet temporel est particulièrement visé, étant donné qu'il est peu couvert par la littérature. Il est attendu que la distribution verticale générale du zooplancton sera fonction de la présence d'une stratification thermique. Aussi, la densité de zooplancton devrait être plus forte la nuit dans l'épilimnion. Pour ce qui est de la contribution des facteurs biotiques, la densité de prédateurs à la surface devrait être surtout influente pour le zooplancton de grande taille. Quant aux ressources de nourriture, les périodes de forte biomasse de chlorophylle devraient être associées à une forte densité de zooplancton dans l'épilimnion. L'objectif est non pas de quantifier la contribution des facteurs biotiques et abiotiques sur la variation de la densité du zooplancton mais plutôt d'isoler des grandes tendances de façon à relier qualitativement le patron vertical avec les facteurs mesurés dans les deux premiers mètres de la colonne d'eau (voir le chapitre III). Le but de ce chapitre est purement exploratoire. Il vise à faire le pont entre les informations acquises sur la structure spatiale horizontale du zooplancton et la structure verticale.

Afin de remplir ces objectifs, le portrait ponctuel de la structure spatiale verticale du zooplancton sera dressé de jour et de nuit tout au long de la saison de croissance, de manière à représenter un cycle de 24 heures typique pour chaque mois, de mai à septembre. Trois ensembles de portraits verticaux seront faits pour témoigner de la structure spatiale du zooplancton de petite taille (300-500  $\mu\text{m}$ ), de moyenne taille (500-750  $\mu\text{m}$ ) et de grande taille (>750  $\mu\text{m}$ ). Enfin le gradient de prédation et de ressources sera obtenu par l'approche temporelle étant donné que le présent travail est le fruit d'une démarche descriptive plutôt qu'expérimentale.

## 4.2 Méthodes

### 4.2.1 Terrain

L'échantillonnage a été effectué dans une petite baie quasi-fermée de la partie nord-est du lac Memphrémagog (Québec), la baie Verte (45°10'N et 72°18'O). C'est-à-dire toujours le même site que dans les chapitres précédents. L'échantillonnage a eu lieu au courant d'une semaine par mois, de mai à septembre 2006. Les lundis et mercredis étaient dédiés à l'échantillonnage du zooplancton alors que les mardis et jeudis étaient consacrés à l'échantillonnage des larves de poissons et autres invertébrés planctonivores. Le zooplancton a été échantillonné verticalement sur deux sites du transect horizontal initial: un site pélagique (28 m de profondeur) et un site littoral (15 m de profondeur) (figure 3.2, les étoiles). Tous les autres paramètres ont été mesurés le long du transect horizontal, ce qui témoigne des conditions des deux premiers mètres de la colonne d'eau seulement.

L'échantillonnage vertical du zooplancton était répété deux fois par jour, aux alentours de midi (jour) et de minuit (nuit), à l'aide d'un Laser Optical Plankton Counter (LOPC; Brooke Ocean Technology Ltd, Dartmouth, Nova Scotia, Herman *et al.*, 2004). En conformation verticale, c'est-à-dire monté sur un support en T, le T-Frame, et couplé à un CTD (AML MicroCTD 7186), le LOPC est remonté dans la colonne d'eau à une vitesse de 1 m/sec à l'aide d'une poulie. Ce faisant, il mesure le nombre et la taille des particules qu'il rencontre dans son trajet vers la surface. Un trait vertical de filet 110 µm a été effectué et le zooplancton a été conservé dans l'éthanol 75% afin de permettre la comparaison entre ce qui est mesuré par le LOPC et ce qui est véritablement retrouvé dans la colonne d'eau.

Le bris du câble reliant le LOPC à l'ordinateur en juin et la nuit de juillet a obligé le recours à une méthode alternative: la pompe Waterra (modèle WSP-12V-3). Le LOPC était installé en conformation circulation sur le pont et l'eau était pompée de façon à passer dans la

«flow chamber» du LOPC. Il a été nécessaire de corriger le débit de la pompe en fonction de la profondeur avec les informations fournies par le fabricant.

Comme mentionné précédemment, les variables explicatives ne traduisent que les conditions près de la surface de la colonne d'eau. Elles ont été mesurées au cours du transect horizontal effectué avant les traits verticaux, ou la journée qui suit dans le cas de la densité de prédateurs. La vitesse et la direction des courants dans les trois premiers mètres de la colonne d'eau (divisée en cellules de 0,5 m) a été mesurée avec un Acoustic Doppler Profiler (ADP) produit par SonTek. La biomasse de chlorophylle a quant à elle été mesurée avec le senseur optique d'une sonde YSI 6600. La calibration du senseur a été effectuée à l'aide d'échantillons filtrés, congelés et dont la chlorophylle a été extraite par éthanol selon la méthode traditionnelle en laboratoire (Winterman et de Mott, 1965; Sartory et Grobelaar, 1984; Wetzel et Likens, 1991). Plus précisément, des échantillons d'eau ont été pris au bout littoral et au bout pélagique du transect et gardés au frais dans des bouteilles noires jusqu'au moment de la filtration sous lumière tamisée de réplicats de 500 ml à travers un filtre Whatman GF/F. Ceci fait, les filtres ont été gardés congelés jusqu'à l'extraction par éthanol de la chlorophylle. Enfin, la spectrophotométrie a permis de déterminer la biomasse de chlorophylle contenue dans l'éthanol. En août et septembre, la biomasse de chlorophylle a été mesurée à l'aide d'un FluoroProbe (bbe Moldaenke) pour cause d'ennuis techniques avec le senseur. Enfin la densité de prédateurs a été mesurée par un trait horizontal de filet de 1 m de diamètre et 0,5 à 1 mm de mailles tiré parallèle au bateau, près de la surface de l'eau. Un trait littoral et un trait pélagique ont été effectués le jour, midi, et la nuit, minuit (figure 3.2). Le volume filtré a été mesuré à l'aide d'un débitmètre (modèle 2030, General Oceanics Inc.). Les échantillons ont été anesthésiés dans une solution de MS-222 et conservés dans l'éthanol 95%, pour être plus tard triés en laboratoire. Les organismes comptés étaient en général des larves de poissons, *Leptodora kindtii* et *Chaoborus punctipennis* (ILEC, 2001).

#### 4.2.2 Manipulation des données

Les données brutes ont été modifiées de manière à faciliter l'analyse. Ainsi l'ADP produit une matrice de direction des courants et une matrice de leur vitesse. Il a été décidé de transposer les vecteurs de courants sur l'axe du transect de façon à n'obtenir qu'une seule matrice pour cette variable, appelée matrice des courants normalisés. Une telle transformation facilite la comparaison des courants, particulièrement quand vient le temps de faire des moyennes. De plus, se concentrer sur la vitesse des courants dans l'axe du transect est perçu comme étant une perspective pertinente quand on cherche à expliquer la variation du zooplancton le long du même transect.

Le zooplancton a été divisé par groupes de taille d'abord parce qu'il s'agit d'une manière rapide et efficace de détailler chaque organisme compté par le LOPC. L'approche par groupes de taille permet aussi de regrouper des types de zooplancton sujets à avoir des comportements similaires en ce qui a trait à leur vulnérabilité comme proie ou leur alimentation. Les groupes de taille utilisés sont 300 à 500  $\mu\text{m}$  en diamètre sphérique équivalent (equivalent spherical diameter, ESD), 500 à 750  $\mu\text{m}$  ESD et 750 à 1500  $\mu\text{m}$  ESD. Ce qui correspond respectivement aux petits copépodes, aux grands copépodes et aux daphnies (Finlay *et al.*, 2007). Particularité attribuable à la mesure en équivalents sphériques, les copépodes voient leur taille légèrement surestimée par le LOPC vu leur corps allongé alors que les daphnies voient leur taille sous-estimée étant donnée leur corps comprimé latéralement (Finlay *et al.*, 2007). De plus, le LOPC utilisé en traits verticaux *in situ* est reconnu pour décupler la densité du zooplancton dans la colonne d'eau, par contre la variabilité est très fiable (Finlay *et al.*, 2007). Une correction a alors été apportée aux mesures de densité du LOPC.

Enfin une méthode de standardisation, la cote  $z$ , a été utilisée afin de comparer les pics d'abondance des profils verticaux de zooplancton :

$$z = \frac{y_i - \mu}{\sigma}$$

où  $y_i$  est la valeur de  $y$  au point  $i$  (dans ce cas-ci la valeur de  $y$  maximale),  $\mu$  est la moyenne et  $\sigma$  est l'erreur type (Quinn et Keough, 2003). Donc une cote  $z$  près de zéro témoigne d'une distribution près de la moyenne (sans pic marqué) alors qu'un  $z$  plus grand témoigne d'un pic d'abondance du zooplancton.

### 4.3 Résultats

Cette section présente les résultats de l'étude exploratoire en amenant un portrait de plus en plus détaillé de la structure verticale du zooplancton. L'emphase est d'abord mise sur le contexte écologique, ensuite sur les grandes tendances globales et enfin sur les mécanismes plus précis impliquant les facteurs explicatifs explorés dans le chapitre précédent (la densité de prédateurs, la biomasse de la chlorophylle et les courants).

#### 4.3.1 Contexte écologique: profils verticaux de température

La stratification thermique est un caractère important de la colonne d'eau. Et cette stratification devient de plus en plus marquée au cours de la saison dans la baie Verte (figure 4.1). En mai, la colonne d'eau est plutôt instable comme en témoignent les profils verticaux de température de la mi-mai et de la fin-mai. La stratification commence à s'installer en juillet. La frontière entre l'épilimnion et le métalimnion s'établit alors à 8 m de profondeur et descend d'environ un mètre par mois, donc 9 m pour août et 10 m pour septembre. Il en résulte deux contextes différents: sans stratification (de mai et juin) et avec stratification (juillet à septembre). Il peut aussi être intéressant de noter que la température de l'eau en mai et juin ne dépasse jamais les 15 °C alors que la température de l'épilimnion en juillet et août

s'échelonne entre 20 et 24 °C et que l'épilimnion en septembre est un peu plus froid avec 18-19 °C.

#### 4.3.2 Patrons de distribution verticale du zooplancton

L'étude des patrons de distribution verticale du zooplancton permet de décortiquer les variations dans la distribution d'abondance du zooplancton de taille similaire à deux échelles temporelles: au cours de la journée et au cours de l'été. Ne seront détaillés ici que les patrons verticaux observés pour le site pélagique. Les patrons du site semi-littoral, similaires à ceux retrouvés en zone pélagique, peuvent être retrouvés dans l'appendice D.



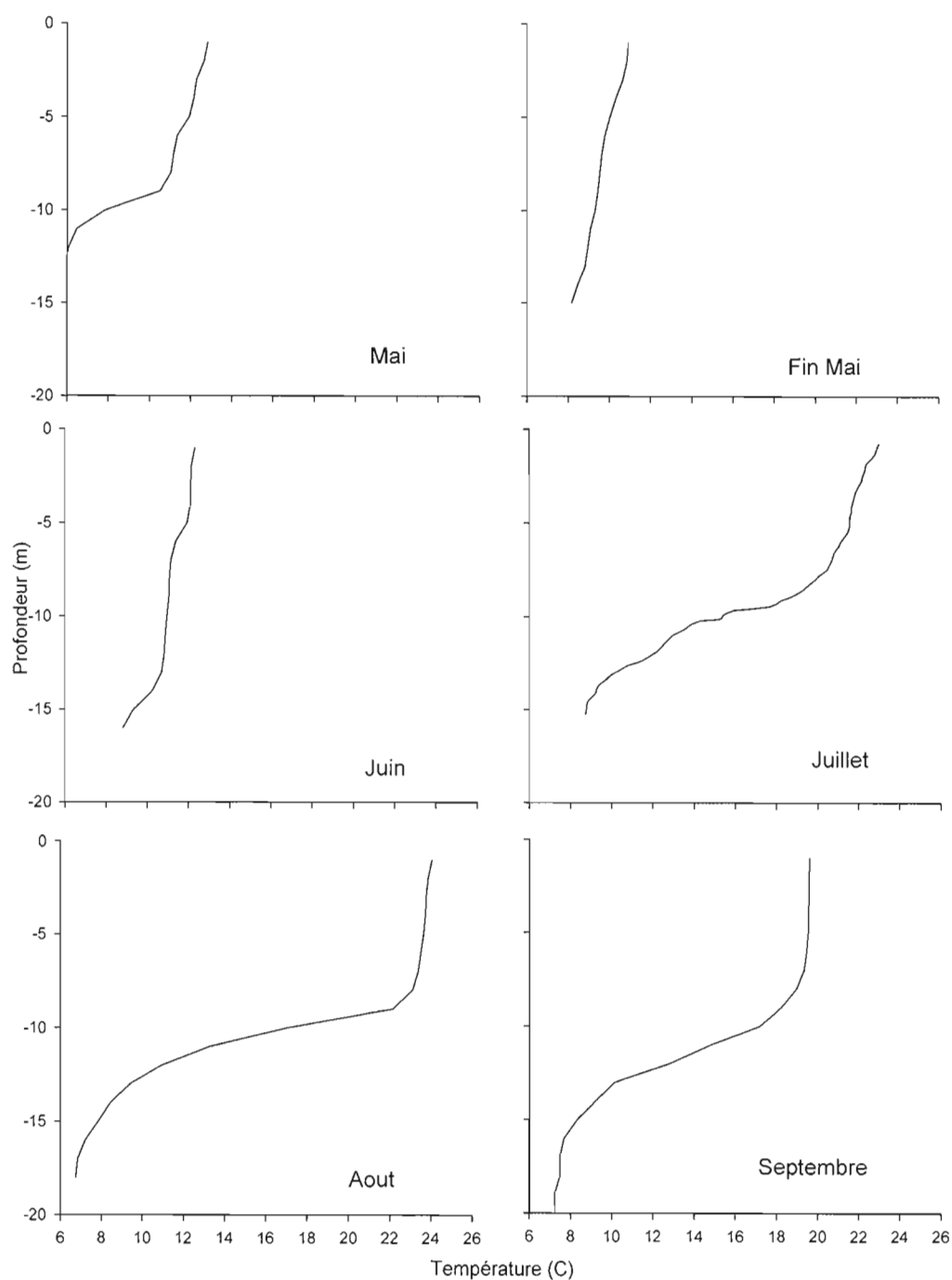


Figure 4.1 Profils verticaux de la température de mai à septembre au point le plus profond de la baie. Les deux entrées pour le mois de mai montrent la fragilité du profil de température à la fin du printemps.

#### 4.3.2.1 Zooplancton de petite taille (300-500 $\mu\text{m}$ ESD)

La distribution verticale du zooplancton de petite taille varie peu à l'intérieur d'une période de 24 heures. À l'exception de juillet, il n'y a en général aucune différence particulière entre les patrons de distribution moyenne verticale de jour et ceux de nuit. Par contre, la distribution spatiale du zooplancton de petite taille change grandement au cours de la saison. En mai, le zooplancton suit une distribution de type exponentielle avec des abondances très élevées près de la surface et de plus en plus faibles en s'éloignant de la surface (figure 4.2A et B). Le zooplancton est distribué uniformément dans la colonne d'eau en juin (figure 4.2C et D) et plus ou moins en juillet, car juillet est caractérisé par une plus forte abondance de zooplancton dans le métalimnion que dans l'épilimnion (figure 4.2E et F). Enfin août et septembre présentent des patrons de distribution similaires dont la caractéristique commune est un pic maximal d'abondance juste sous l'épilimnion (figure 4.2G à J). Ce pic est légèrement marqué le jour pour juillet (figure 4.2E).

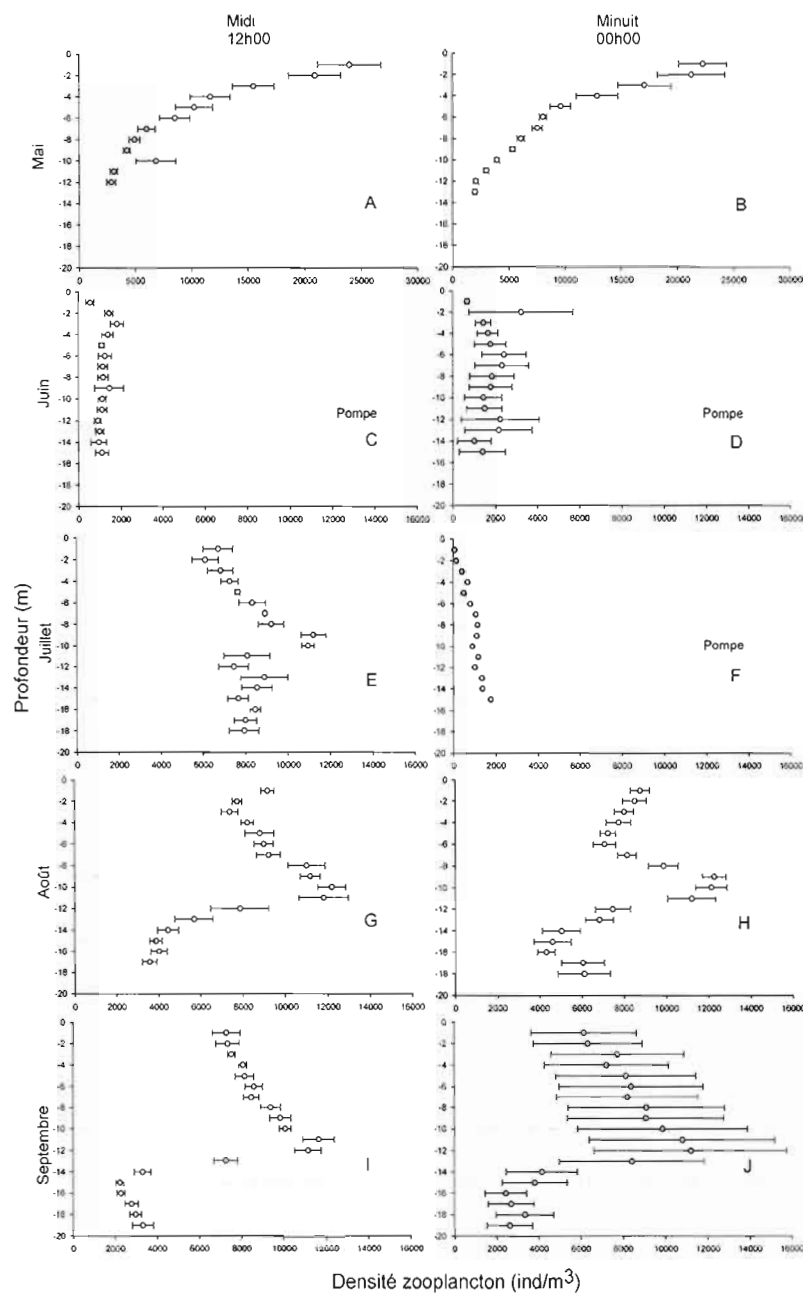


Figure 4.2 Patrons de distribution de la densité moyenne du zooplancton de petite taille (300-500  $\mu\text{m}$  ESD) en fonction de la profondeur à midi (panneaux A, C, E, G et I) et minuit (panneaux B, D, F, H et J) de mai à septembre. Le graphique F ne contient aucune barre d'erreur type puisqu'un seul trait vertical a été utilisé pour construire le profil. Les graphiques utilisant les mesures provenant de la pompe (panneaux C, D et F) présentent une plus petite échelle de densité. Les lignes pointillées marquent les limites du métalimnion une fois la stratification de la colonne d'eau achevée.

#### 4.3.2.2 Zooplancton de moyenne taille (500-750 $\mu\text{m}$ )

Les patrons de distribution verticale du zooplancton de taille moyenne sont en quelque sorte des intermédiaires entre les patrons de zooplancton de petite et de grande taille. La distribution de type exponentielle telle que retrouvée pour le zooplancton de petite taille en mai est aussi présente chez le zooplancton de taille moyenne (figure 4.3A et B). Par contre le zooplancton de taille moyenne n'est pas uniformément distribué dans la colonne d'eau en juin. Il est plutôt regroupé en un pic maximal de densité vers les deux à trois mètres de profondeur (figure 4.3C et D). De juillet à septembre, on retrouve une plus forte densité de zooplancton dans l'épilimnion dont le pic maximal d'abondance se situe à la limite de l'épilimnion ou en début de métalimnion (figures 4.3E à J). Ce pic maximal se déplace pendant la journée étant légèrement plus profond pendant le jour.

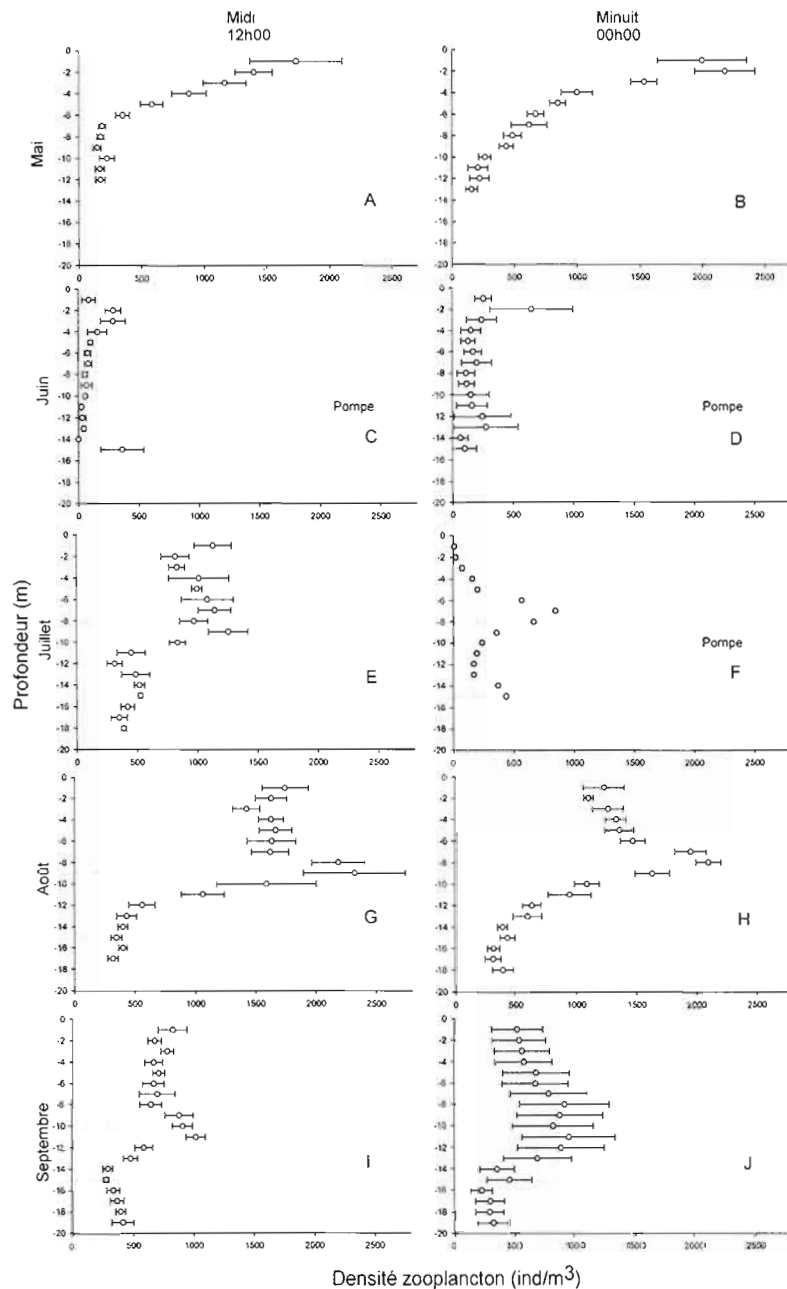


Figure 4.3 Patrons de distribution de la densité moyenne du zooplancton de moyenne taille (500-750  $\mu\text{m}$  ESD) en fonction de la profondeur à midi (panneaux A, C, E, G et I) et minuit (panneaux B, D, F, H et J) de mai à septembre. Le graphique F ne contient aucune barre d'erreur type puisqu'un seul trait vertical a été utilisé pour construire le profil. Les graphiques utilisant les mesures provenant de la pompe (panneaux C, D et F) présentent une plus petite échelle de densité. Les lignes pointillées marquent les limites du métalimnion une fois la stratification de la colonne d'eau achevée.

#### 4.3.2.3 Zooplancton de grande taille (>750 $\mu\text{m}$ )

Les patrons de distribution verticale du zooplancton de grande taille présentent des variations marquées au cours de la journée (sauf en mai) tout comme au cours de la saison. Comme il a tout juste été mentionné, mai est l'unique mois où il n'y a pas de différence importante entre le patron de distribution de jour et le patron de distribution de nuit (figure 4.4A et B). De plus, mai est le mois avec la plus faible densité de zooplancton de grande taille. Juin est l'unique période au cours de laquelle il y a globalement une plus forte densité de zooplancton pendant la nuit (figure 4.4C et D). Il est aussi intéressant de noter qu'en juin, les pics de densité maximale sont à la même profondeur de jour comme de nuit, c'est-à-dire entre 1 et 4 mètres. Les mois de juillet à septembre présentent un maximum de densité dans le haut de la colonne d'eau (0 à 4 m) pendant le jour (figure 4.4E, G et J). Ces pics changent d'endroit ou disparaissent la nuit venue. Pendant la nuit de juillet, on retrouve la densité maximale de zooplancton de grande taille vers les 6 à 8 m (figure 4.4F). Alors qu'en août et septembre l'épilimnion est totalement homogénéisé pendant la nuit (figure 4.4H et J).

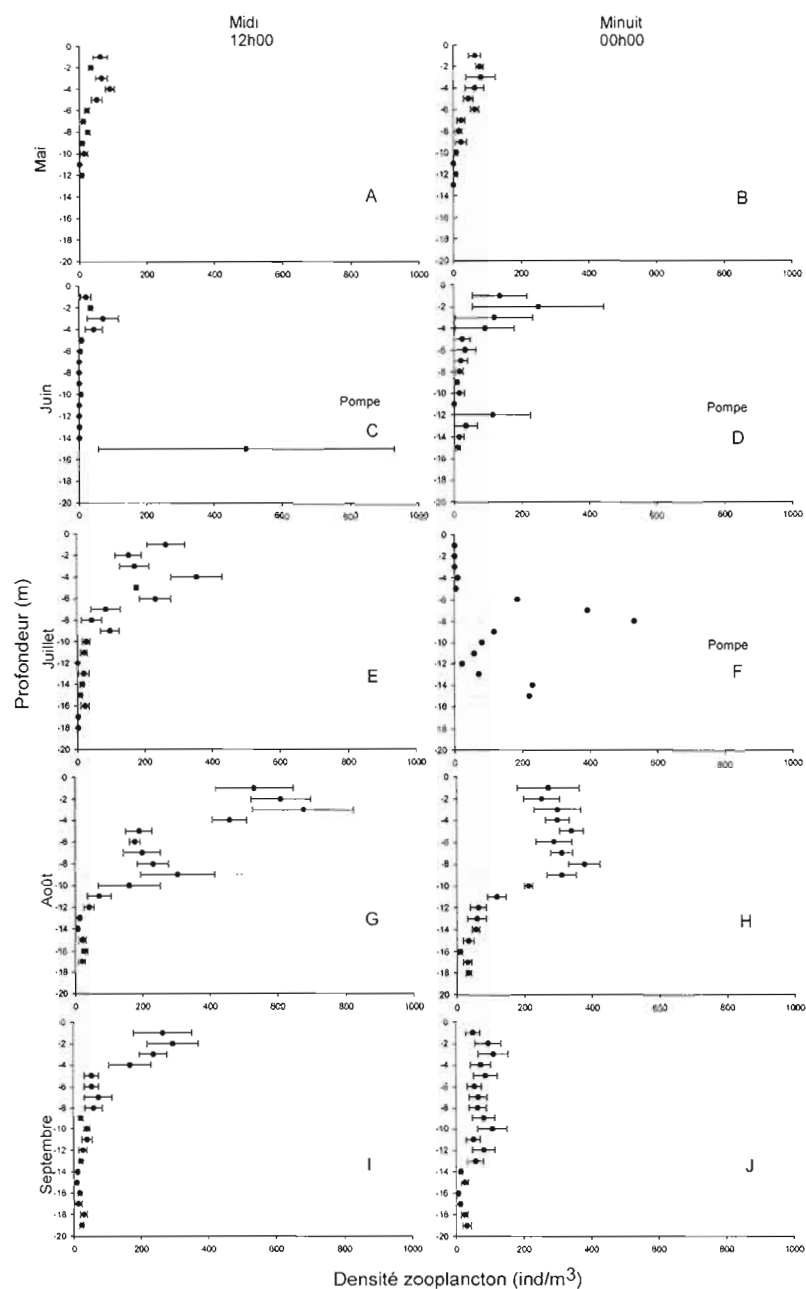


Figure 4.4 Patrons de distribution de la densité moyenne du zooplancton de grande taille ( $>750 \mu\text{m}$  ESD) en fonction de la profondeur à midi (panneaux A, C, E, G et I) et minuit (panneaux B, D, F, H et J) de mai à septembre. Le graphique F ne contient aucune barre d'erreur type puisqu'un seul trait vertical a été utilisé pour construire le profil. Les graphiques utilisant les mesures provenant de la pompe (panneaux C, D et F) présentent une plus petite échelle de densité. Les lignes pointillées marquent les limites du métalimnion une fois la stratification de la colonne d'eau achevée.

#### 4.3.3 Étagement à l'intérieur d'un même mois

En considérant tous les groupes de taille d'un même mois, un étagement des pics maximaux vient à ressortir sauf pour juin. En mai, le zooplancton de petite taille (300-500  $\mu\text{m}$ ), mais aussi le zooplancton de moyenne taille (500-750  $\mu\text{m}$ ), est distribué de façon à ce que la densité maximale soit atteinte dans les deux premiers mètres d'eau (figure 4.2 et 4.3, A et B). Quant au zooplancton de grande taille ( $>750 \mu\text{m}$ ), il se retrouve en plus forte densité à trois et quatre mètres de profondeur (figure 4.4A et B), juste sous le petit zooplancton. À l'inverse, on retrouve pour les jours de juillet, août et septembre un étagement avec le zooplancton de grande taille sur le dessus, suivi du zooplancton de moyenne taille en dessous et le petit zooplancton en forte densité plus en profondeur. Dans le but d'alléger le présent document, il ne sera détaillé ici que le patron vertical du zooplancton en août, un bon exemple du phénomène. Au cours des journées d'août, le zooplancton de grande taille est retrouvé en forte densité dans les quatre premiers mètres de la colonne d'eau (figure 4.4G). Plus profond (entre huit et neuf mètres), se situe le pic de densité du zooplancton de moyenne taille (figure 4.3G). Juste dessous (entre dix et onze mètres) se trouve le pic de densité du zooplancton de petite taille (figure 4.2G). Il peut être intéressant de souligner ici qu'il y a un certain chevauchement des fortes abondances de zooplancton de moyenne taille et de petite taille entre huit et neuf mètres. Enfin les nuits d'août et septembre sont caractérisées par un étagement des pics de densité maximale du zooplancton de petite et de moyenne taille, mais de l'absence de pic de densité maximale pour le zooplancton de grande taille. Pour la raison expliquée ci-dessus, il n'y aura que la nuit d'août qui sera détaillée. La nuit, en août, le zooplancton de petite taille se situe entre neuf et onze mètres de profondeur, c'est-à-dire juste sous l'épilimnion (figure 4.2H). Le zooplancton de moyenne taille se retrouve quant à lui juste au dessus, entre sept et neuf mètres, soit le bas de l'épilimnion (figure 4.3H). Par contre on ne retrouve aucun pic de densité chez le zooplancton de grande taille. Ce dernier est plutôt réparti uniformément dans tout l'épilimnion, mais en densité moindre que celle à laquelle on le retrouve pendant le jour (figure 4.4H).



#### 4.3.4 Analyse des écarts

##### 4.3.4.1 Comparaison Jour et Nuit à l'échelle du mois et de la saison

Étant donné leur nombre, trois groupes de taille par deux sites par deux moments du jour par cinq mois, les profils verticaux ont été résumés par la représentation graphique du maximum de densité du zooplancton (le pic d'abondance) et de la densité moyenne associée à son erreur type (figure 4.5). Ces graphiques généraux permettent de constater que les fluctuations de densité de zooplancton entre le jour et la nuit sont de relativement faible amplitude en les considérant à l'échelle de la saison entière. Or en termes de densité de zooplancton, ces amplitudes sont tout de même de valeurs considérables. Ceci s'explique par le fait qu'il y a une plus grande variation de densité de zooplancton au cours de la saison entière qu'entre le jour et la nuit pour un même mois. La variation de densité jour/nuit se trouve alors noyée dans la variation de densité au cours de la saison entière. Il est possible d'y remédier en regardant les variations jour/nuit un mois à la fois (figures 4.2, 4.3 et 4.4). De manière générale on retrouve une plus grande densité de zooplancton de petite taille dans la colonne d'eau le jour, alors que le zooplancton de moyenne et de grande taille se retrouve en plus grande densité la nuit pour mai et juin, et en plus grande densité le jour pour août et septembre. L'utilisation d'une méthode d'échantillonnage alternative pour palier à des ennuis technologiques a fait en sorte que les mesures de la densité du zooplancton en juin et la nuit de juillet ne sont pas comparables avec les autres mesures. Seule la variation est fidèle (voir comparaison pompe et T-Frame, appendice E). Par conséquent il est assez hasardeux de tenter une comparaison des densités jour/nuit pour juillet avec les deux types d'échantillonnage.

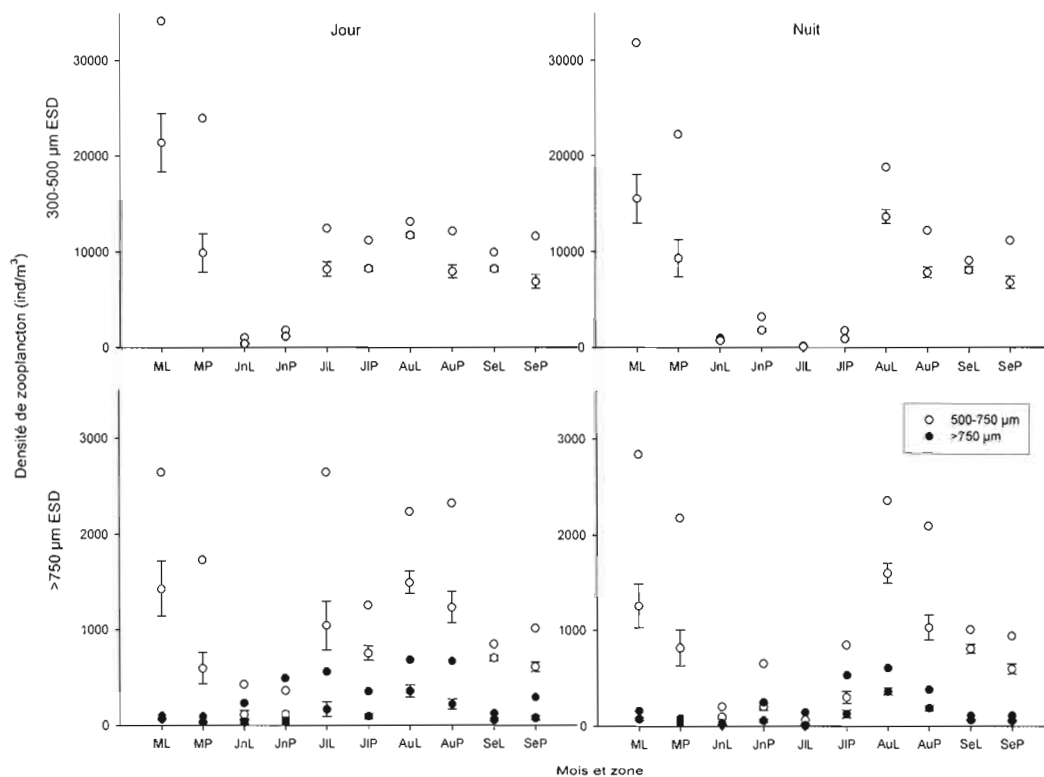


Figure 4.5 Résumé des différents profils verticaux à l'aide de la moyenne et de la densité maximale. Le point avec erreur type correspond à la densité moyenne de zooplancton par groupe de taille pour toute la colonne d'eau tandis que le point simple correspond au pic de densité atteint. Les profils littoraux (L) et pélagiques (P) sont ainsi représentés pour chaque mois (M = mai, Jn = juin, Jl = juillet, Au = août et Se = septembre). Les valeurs près de zéro en juin et la nuit en juillet correspondent à l'échantillonnage avec la pompe.

#### 4.3.4.2 Groupes de taille et fluctuations à l'intérieur de la saison

La densité du zooplancton présent dans chaque groupe de taille varie au cours de la saison. En fait, le zooplancton de petite taille (300-500 µm) est présent en très grande densité en mai et juin mais tend à diminuer bien que toujours en forte densité (figure 4.5). Le zooplancton de taille moyenne (500-750 µm) ne voit quant à lui pas de pic spécifique pour un mois. Il est en quelque sorte présent tout l'été dans des densités variables bien que

comparables. Enfin le gros zooplancton ( $>750\ \mu\text{m}$ ) est plutôt présent en fin d'été, particulièrement en juillet et août.

Comme il a été décrit plus tôt, la figure 4.5 montre la densité maximale de zooplancton dans la colonne d'eau ainsi que la densité moyenne accompagnée de l'erreur type. L'écart entre ces deux points est porteur d'information sur la distribution du zooplancton. Un faible écart traduit une répartition plutôt uniforme dans la colonne d'eau alors qu'un grand écart traduit la présence de pics de densité marqués. De façon complémentaire, la figure 4.6 montre qu'à l'exception des nuits de mai, le petit zooplancton est réparti beaucoup plus uniformément dans la colonne d'eau que peuvent l'être les plus grandes formes, de jour comme de nuit. Les fortes cotes de juin et juillet indiquent des pics plus marqués pour ces mois. Comme ces cotes élevées correspondent aux épisodes d'utilisation de la pompe, il est plausible qu'elles ne soient qu'un artéfact de la pompe et non un signal porteur de message.

#### 4.3.5 Facteurs explicatifs

Étant donné les chapitres précédents, il est aussi possible de dresser le portrait des conditions prévalant dans les deux premiers mètres de la colonne d'eau approximativement au moment où les profils verticaux de densité du zooplancton ont été dressés. Les conditions présentées ici sont respectivement la densité de prédateurs et la biomasse de chlorophylle dans la couche supérieure de la colonne d'eau.

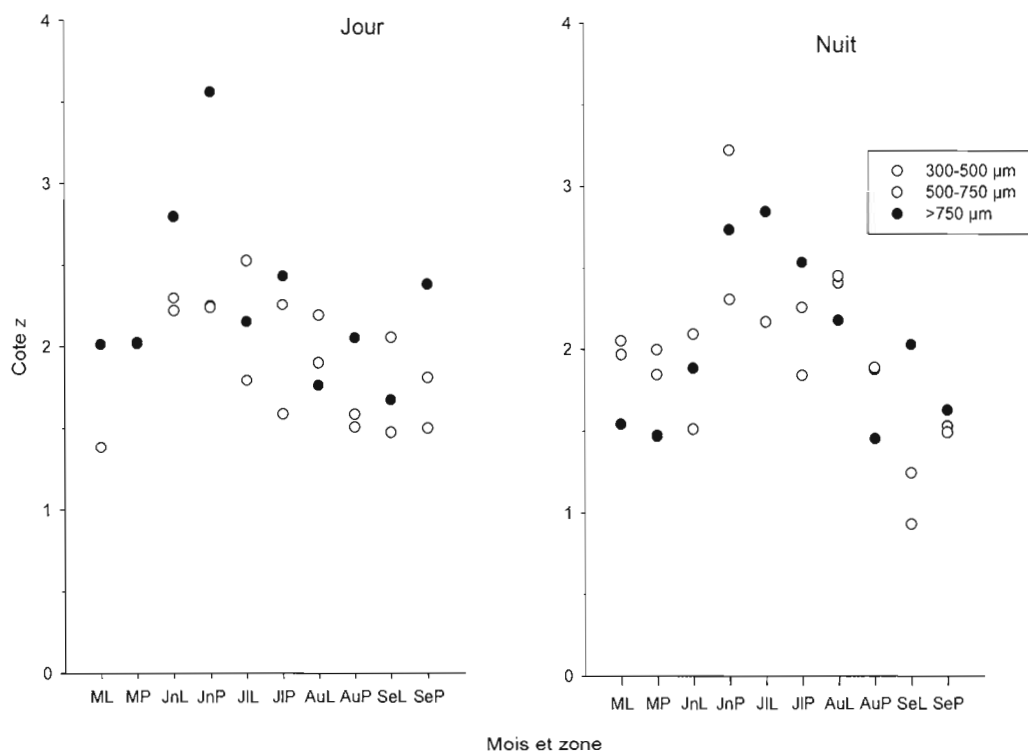


Figure 4.6 Résumé des différents profils verticaux en utilisant la cote  $z$  ou standardisation. La cote obtenue est garante de l'aspect du profil vertical : une cote faible représente un profil homogène, présentant une densité plutôt près de la moyenne alors qu'une cote élevée trahit un profil présentant un pic marqué. Les profils littoraux (L) et pélagiques (P) sont ainsi représentés pour chaque mois (M = mai, Jn = juin, Jl = juillet, Au = août et Se = septembre), de jour comme de nuit.

#### 4.3.5.1 Densité des prédateurs

La densité de prédateurs a été mesurée dans les deux premiers mètres de la colonne d'eau pour les deux sites de traits verticaux, le premier étant semi-littoral et le second, pélagique. Il y avait une plus forte densité de prédateurs la nuit essentiellement, excepté pour mai en zone littorale (figure 4.7A et B). De plus il y avait clairement une augmentation de la densité de prédateurs au cours de l'été suivi d'une chute en septembre en milieu pélagique. Plus près du littoral deux pics distincts ont été mis en évidence. Le premier est en mai pendant le jour et le second la nuit en juillet et août. En bref, de fortes différences journalières de même que

mensuelles sont présentes lorsqu'il s'agit de caractériser la densité des prédateurs dans les deux premiers mètres de la colonne d'eau, que ce soit près du littoral ou vis-à-vis du point le plus profond du plan d'eau.

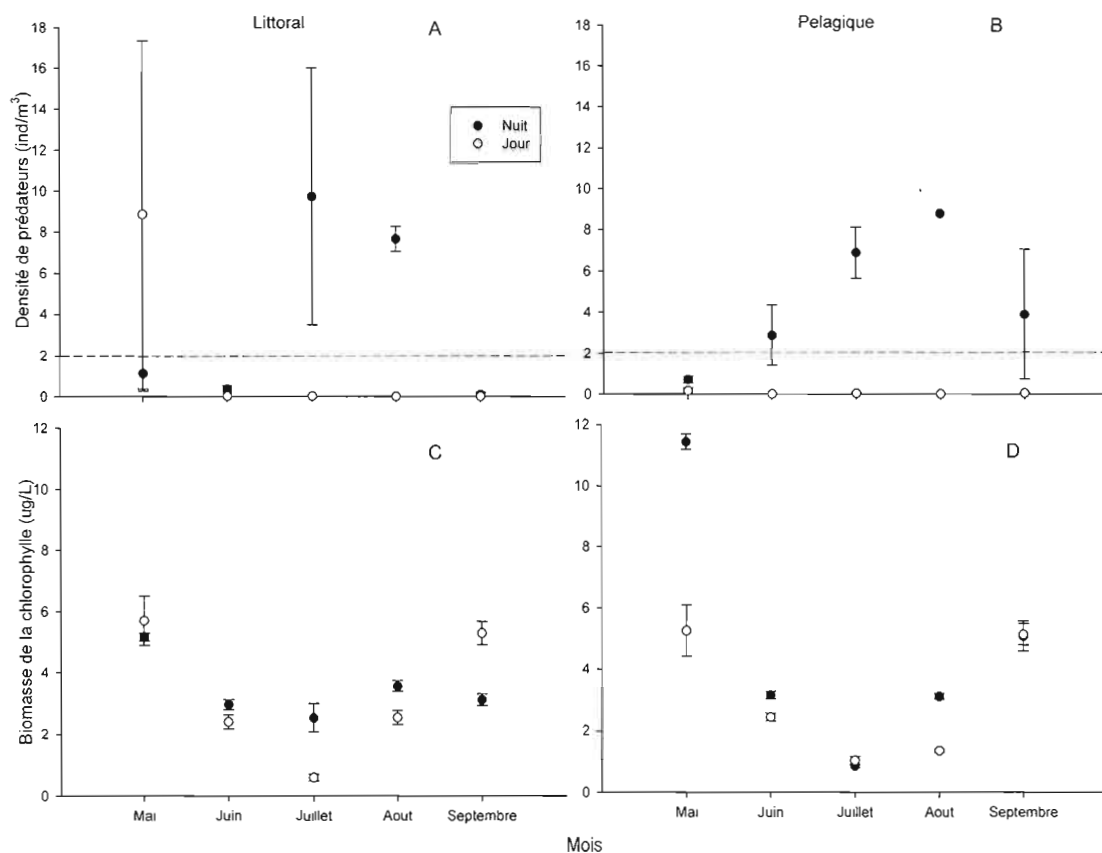


Figure 4.7 Densité de prédateurs (A et B) et de la biomasse de chlorophylle (C et D) présente dans le premier mètre de la colonne d'eau au moment de chaque profil pour les deux sites, littoral et pélagique. Un point représente la densité ou biomasse moyenne. L'erreur type est aussi montrée. La ligne pointillée présente dans les graphiques A et B correspond au seuil de densité de prédateurs requis pour influencer la distribution du zooplancton (2 individus/m<sup>3</sup>) tel qu'établi dans le chapitre III.

#### 4.3.5.2 Biomasse de la chlorophylle

La biomasse de chlorophylle présente dans le haut de la colonne d'eau change peu d'un site à l'autre. Elle est sensiblement la même en zone semi-littorale et en zone pélagique (figure 4.7C et D). Par contre on observe une claire fluctuation de la biomasse de chlorophylle au cours de la saison. Très élevée en mai, la biomasse diminue jusqu'à atteindre des valeurs minimales en juillet, suivi d'une remontée graduelle en août et septembre. Des fluctuations journalières sont présentes pour certains mois et sites. Ces fluctuations sont similaires pour les deux sites qu'en juin et août. Pour ces mois on retrouve une plus forte biomasse de chlorophylle la nuit. Sinon on retrouve une forte biomasse de chlorophylle la nuit en zone pélagique pour mai alors qu'en zone littorale il y a de plus hautes mesures de biomasse la nuit en juillet et le jour en septembre.

### 4.4 Discussion

#### 4.4.1 Patrons généraux

##### 4.4.1.1 Patrons généraux en fonction du temps

En général, les patrons verticaux pour les différents mois s'avèrent plutôt changeants au cours de la saison. Ces variations sont intimement reliées à l'établissement de la thermocline. Sur le plan vertical, la température joue un rôle majeur dans la structure de la communauté planctonique (Thackeray *et al.*, 2005). Certains vont même parler de stratification zooplanctonique (Thackeray *et al.*, 2006). De façon qualitative, le gradient de température est une variable importante pour tous les groupes de taille.

Les patrons généraux vus précédemment peuvent être comparés aux résultats d'une étude portant sur l'hétérogénéité spatio-temporelle des variables trophiques (Mehner *et al.*, 2005). Sur le plan des variations journalières, cette étude rapporte une plus forte biomasse de poissons et de chlorophylle *a* la nuit. À l'échelle des variations mensuelles, le pic de biomasse de poissons ainsi que le pic de biomasse de daphnies correspond au mois de juin dans l'article de Mehner *et al.* (2005). De plus, ces auteurs observent une diminution de la biomasse de chlorophylle au cours de la saison. Enfin, on retrouve dans cette étude la majorité de la biomasse de zooplancton dans les dix premiers mètres (environ le premier quart de la colonne d'eau). Il est toutefois intéressant de rappeler que Mehner *et al.* (2005) ont utilisé des mesures de biomasse.

Les résultats de la présente étude sont plutôt comparables à ceux obtenus par Mehner *et al.* (2005), avec bien entendu quelques nuances et particularités. Sur le plan des variations journalières, la présente étude menée dans la baie Verte du lac Memphrémagog ne montre que des différences de densité entre le jour et la nuit pour les prédateurs. À l'échelle des variations inter-mensuelles, les observations correspondent plutôt bien avec quelques ajustements. La biomasse maximale de poissons ainsi que la biomasse maximale de daphnies est associée au mois de juin pour le lac Stechlin (Mehner *et al.*, 2005) alors que dans notre cas c'est plutôt août qui présente la plus forte densité de prédateurs (poissons et macroinvertébrés) et de zooplancton de grande taille ( $>750\ \mu\text{m}$ ). Étant donné que la première étude a été menée en Allemagne et la seconde au Canada (Québec), il est possible que les mêmes mois ne correspondent pas tout à fait aux mêmes conditions de croissance. De plus, la première étude ne couvrait qu'avril, juin et septembre. Ensuite nous avons remarqué que la variation de la biomasse de chlorophylle au cours de la saison suit une distribution en « U », avec une remontée de la biomasse en fin de saison. Cette remontée est vraisemblablement due à la diminution de la densité du zooplancton de grande taille ( $>750\ \mu\text{m}$ ), les daphnies (Lampert et Sommer, 1997). Pour finir, nous retrouvons une plus grande densité de zooplancton dans l'épilimnion ce qui est plus ou moins correspondant à ce qui a été observé pour Mehner *et al.* (2005). Ceci laisse croire que les résultats obtenus sont tout à fait comparables aux autres études.

#### 4.4.1.2 Prédation et répartition verticale du zooplancton

La présence de prédateurs dans la couche supérieure de la colonne d'eau a un impact marqué principalement sur le zooplancton plus gros que 750  $\mu\text{m}$  ESD ce qui correspond aux cladocères de grande taille comme les *Daphnia* (Finlay *et al.*, 2007). En présence de prédateurs dans le premier mètre de la colonne d'eau la nuit, le pic de gros zooplancton situé entre 0 et 4 m pendant le jour se répartit suivant deux patrons différents la nuit: relocation du pic maximal dans la colonne d'eau ou disparition du pic de densité élevée.

Le déplacement du pic de densité maximale est observé la nuit de façon à ce que le pic se resitue près de la frontière épilimnion-métalimnion en juillet. Le comportement d'évitement des prédateurs par les daphnies a été mis en évidence à multiples reprises. Ce comportement est intimement lié à la capacité qu'a le zooplancton de percevoir l'odeur du prédateur, principalement les kairomones (Larsson et Dodson, 1993; Burks et Lodge, 2002). Les daphnies ont clairement tendance à éviter les régions d'où elles reçoivent des signaux chimiques de prédateurs (Roozen et Lüring, 2001). Par conséquent elles peuvent s'éloigner de la source de signaux chimiques par déplacement horizontal ou vertical. Dans le cas présent, il semble que le déplacement vertical est la solution retenue. Le refuge se situe dans le métalimnion ou juste sous la thermocline (Hembre et Megard, 2003). Dans un même ordre d'idées, les nuits d'échantillonnage étaient plus souvent qu'autrement des nuits claires de pleine lune. Il est fort possible que le phototactisme négatif ait aussi joué un rôle pour expliquer le comportement d'évitement de la couche supérieure du lac par le zooplancton de grande taille (Angeli *et al.*, 1995).

La disparition du pic de densité maximale est un patron observé pour les nuits d'août et septembre. Ce phénomène étant accompagné d'une très légère augmentation de la densité du zooplancton de grande taille dans le métalimnion (figure 4.4H et J). Trois options s'offrent ici. La première option serait que la disparition du pic de densité maximale du zooplancton de grande taille est attribuable à une migration horizontale plutôt que verticale en réponse à la forte densité de prédateurs présents dans le premier mètre de la colonne d'eau. L'objectif



premier du mémoire était de mieux comprendre la structure spatiale horizontale du zooplancton. Par conséquent il est possible de référer aux graphiques de la densité du zooplancton de grande taille en fonction de la distance depuis le départ du transect pour affirmer ou infirmer cette première possibilité. Les graphiques des patrons de distribution horizontale du zooplancton montrent clairement une diminution drastique du zooplancton la nuit par rapport au jour à partir de juillet (figure 4.8). La différence de densité de zooplancton de grande taille ne réside donc pas dans un déplacement horizontal, du moins pas dans l'axe du transect. La seconde option serait une réorganisation du zooplancton de grande taille de façon homogène dans l'épilimnion combiné à un prélèvement d'individus par les prédateurs (car une relocation seule ne peut expliquer la disparition d'un essaim entier de daphnies, particulièrement dans le cas de la figure 4.4J). Or ce type de patrons est inconnu de la littérature et la nature du protocole d'échantillonnage, donc la disponibilité des données, rend cette option difficilement défendable puisque qu'elle se base en grande partie sur des suppositions. De plus, il a été démontré que la présence de kairomones de poissons induit la formation d'agrégats de daphnies, et non leur dissolution (Jensen *et al.*, 1998; Szulkin *et al.*, 2006). Malgré tout, la tendance à former des essaims est le résultat d'une combinaison de facteurs tels que la lumière, la présence d'indices chimiques de prédateurs et de congénères ainsi que les conditions d'alimentation (revu par Larsson et Dodson, 1993). Il existerait alors un large spectre de patrons théoriquement possibles. Enfin la troisième option serait que le zooplancton de grande taille trouve refuge au-delà de la zone échantillonnée. Il s'agirait d'une solution en continuité avec les patrons d'évitement généralement observés dans la littérature (Ringelberg, 1993a). Par contre quelques bémols s'imposent. D'abord cela implique que le zooplancton de grande taille irait chercher refuge très profond dans l'hypolimnion. Or la fin de l'été est généralement synonyme d'un hypolimnion de plus en plus faible en oxygène ce à quoi répond le zooplancton en remontant dans la colonne d'eau (Hembre et Megard, 2003). Le patron attendu serait alors un évitement de l'hypolimnion profond pour août et septembre et non sa recherche. En résumé, la disparition des pics de densité maximale de zooplancton de grande taille pour les nuits d'août et de septembre reste difficilement expliquée.

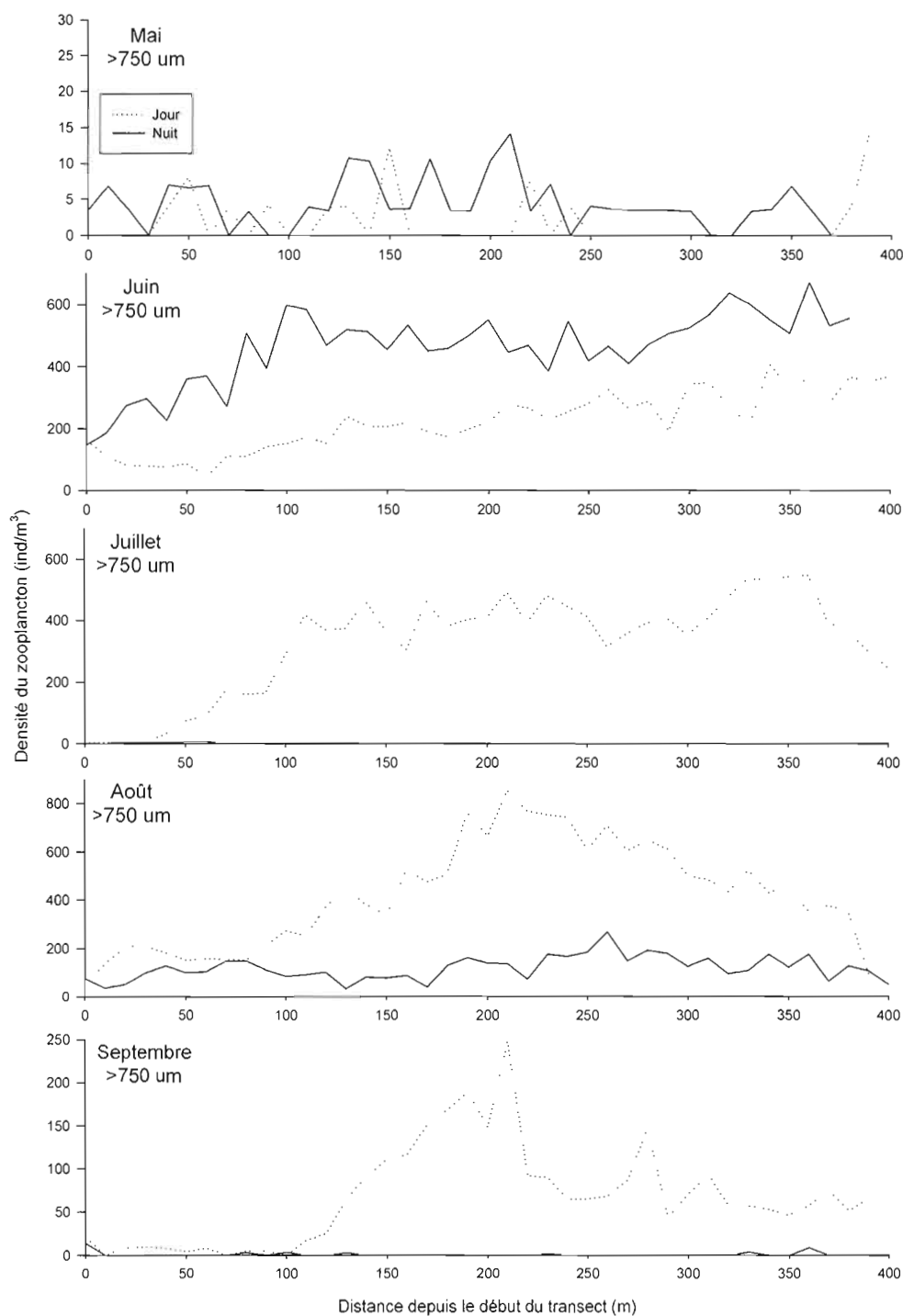


Figure 4.8 Densité du zooplancton de grande taille (>750 µm ESD) en fonction de la distance depuis le départ du transect horizontal, de mai à septembre. Le trait plein correspond à la nuit et le trait pointillé au jour. Notez que l'échelle des densités change d'un mois à l'autre sauf entre juin et juillet.

Enfin il peut s'avérer important de noter que bien qu'il y ait présence de prédateurs en juin la nuit, aucun changement dans la distribution du zooplancton n'est observé que ce soit dans le groupe de taille de plus de 750  $\mu\text{m}$  ou 500 à 750  $\mu\text{m}$  (figure 4.5D et 4.4D respectivement). Une « indifférence » similaire a déjà été documentée : une expérience a déjà démontré une relation inverse entre la concentration de signaux chimiques de poissons et la profondeur choisie par les daphnies pendant le jour alors qu'aucun lien du genre n'était observé la nuit (Loose, 1993). Les prédateurs présents en grande quantité en juin sont de jeunes poissons de l'année. Il s'agit donc de prédateurs chassant à vue et leur efficacité se trouve diminuée inévitablement la nuit par rapport au jour. Qui plus est, les jeunes larves de poissons voient la taille de leurs proies limitée par la taille de leur bouche, « gape-limited », ce qui les empêche de s'alimenter au dépend du plancton de moyenne et grande taille (Mehner et Thiel, 1999). Il n'est plus avantageux pour le zooplancton de se déplacer dans la colonne d'eau alors que les conditions optimales se trouvent vraisemblablement dans l'épilimnion.

Il a été dit un peu plus tôt qu'une importante variation jour/nuit était observée pour le zooplancton de grande taille ( $>750 \mu\text{m}$ ), et cette variation est apparemment liée à la présence de prédateurs dans les premiers mètres de la colonne d'eau la nuit venue. Or pour juillet et août, apparaît un patron particulier au zooplancton de moyenne taille (500-750  $\mu\text{m}$ ). Le pic de densité maximale est retrouvé plus profondément d'un ou deux mètres pendant le jour que pendant la nuit, tout en restant dans les alentours du début de la thermocline. Par contre ces patrons journaliers sont très peu marqués par comparaison avec ceux retrouvés pour le zooplancton de grande taille. Il est plutôt ardu de rendre les variations de densité de prédateurs responsables de ce patron étant donné que le zooplancton de moyenne taille se trouve plus haut dans la colonne d'eau la nuit, alors que la densité de prédateurs est la plus forte. Il est tout aussi probable que le patron observé soit lié à la disponibilité des ressources, mais nous ne disposons pas des mesures permettant de le confirmer.

#### 4.4.1.3 Étagement

Un phénomène particulier est relevé dans les patrons présentés. Il s'agit de l'étagement des groupes de taille. Il est très rare d'observer le pic de densité d'un groupe de taille donné à la même profondeur que celui d'un autre groupe de taille. De plus, il ne semble pas y avoir d'ordre absolu à cette ségrégation spatiale des groupes de taille. Trois types d'étagements par groupe de taille ont été mis en évidence par les traits verticaux. Ces types sont (1) zooplancton de petite taille dans le haut de la colonne d'eau comme on peut le voir en mai, (2) zooplancton de grande taille dans le haut de la colonne d'eau (jours de juillet, août et septembre) et (3) zooplancton de moyenne et de petite taille étagés mais les organismes de grande taille répartis uniformément (nuits d'août et septembre). La question de la ségrégation spatio-temporelle d'espèces de zooplancton compétitrices a déjà été soulevée et validée entre deux espèces de *Daphnia* et *Eudiaptomus gracilis* (Angeli *et al.*, 1995). Les deux groupes présentaient des patrons de migration et d'alimentation distincts afin de réduire la compétition. L'étagement observé découle de toute évidence d'un processus similaire. Une piste intéressante de solution est du domaine des signaux chimiques. Il a été question un peu plus tôt de la sensibilité des daphnies aux signaux chimiques de prédateurs. Les kairomones influencent grandement le comportement des daphnies (Jensen *et al.*, 1998; Pijanowska *et al.*, 2006; Szulkin *et al.*, 2006). Des signaux similaires circulent aussi bien entre les espèces, dans lequel cas ils sont appelés kairomones, ainsi qu'entre les individus d'une même espèce, appelés alors phéromones (Burks et Lodge, 2002). La présence de compétiteurs peut influencer la capacité du zooplancton à s'alimenter, et les conspécifiques tout comme les compétiteurs ont une « odeur » (Larsson et Dodson, 1993). Par exemple, les daphnies en état de surpopulation secrètent des signaux chimiques qui induisent une diminution du taux d'alimentation (Hayward et Gallup, 1976; Helgen, 1987), de la croissance et de la reproduction (Hobaek et Larsson, 1990). Par exemple, *Epischura* peut ainsi diminuer le taux de filtration de *Diaptomus* (Folt et Goldman, 1981). La ségrégation spatiale verticale serait une stratégie diminuant la compétition interspécifique dirigée par des signaux chimiques. Cette possibilité est hautement intéressante et prometteuse mais elle reste à être vérifiée à l'aide d'expériences.

#### 4.4.2 Migration verticale journalière (DVM)

La question de la DVM est intimement reliée à celle de la distribution verticale, sans que l'inverse ne soit vrai. Il y a déplacement du zooplancton de grande taille dans la colonne d'eau selon un cycle journalier essentiellement en présence de prédateurs (Lampert, 1993). Dans la baie Verte, il n'y a que peu d'espèces de poissons purement planctonivores au stade adulte. Conséquemment, les organismes friands de zooplancton sont pour la majeure partie des macroinvertébrés et des jeunes stades de poissons. Ces derniers étant eux-mêmes sujets à la prédation; ils ne visitent le haut de l'épilimnion que la nuit venue. Par conséquent, le zooplancton de grande taille effectue une migration verticale inverse, c'est-à-dire qu'il est présent dans le haut de la colonne d'eau le jour, et descend la nuit.

##### 4.4.2.1 Ampleur de la migration verticale journalière

Ceci dit, la DVM est un processus plutôt plastique et c'est ce qui ressort de la présente étude. Plusieurs facteurs modulent la migration et le rapport coûts-bénéfices est omniprésent. Ainsi l'absence de prédateurs pélagiques en mai rend inutile le recours à la DVM inverse. Et bien que les prédateurs soient présents en juin, le pic de zooplancton se maintient dans le haut de l'épilimnion. Comme mentionné plus tôt, la coexistence du zooplancton et des prédateurs visuels la nuit a déjà été observée (Loose, 1993). Il n'est pas avantageux pour le zooplancton de se déplacer quand l'efficacité des prédateurs est réduite. De plus, il existe une grande plasticité de réponse par les individus d'une même espèce (Masson *et al.*, 2001) et un effet « naïveté » a été noté par des manipulations en laboratoire (Pijanowska *et al.*, 2006). En début de saison, il est possible que les Daphnies soient moins promptes à réagir à la présence de prédateurs ou qu'une plus forte proportion de clones n'effectuant pas la migration soit présente dans la population. De plus le groupe formé du zooplancton de grande taille est fait en grande partie de daphnies mais il est tout de même possible que l'on y retrouve les gros représentants d'autres genres zooplanctoniques qui ne migrent pas. Il y a clairement DVM inverse en juillet. Par contre, dans notre étude le refuge utilisé par le zooplancton est un peu

plus haut dans la colonne d'eau que ce qui est généralement trouvé dans la littérature (l'hypolimnion, Ringelberg, 1993a). Descendre vers les eaux plus froides représente un coût pour le zooplancton en terme de croissance et de reproduction (Reichwaldt *et al.*, 2005). Une plus faible amplitude permet à la migration de rester une stratégie avantageuse.

#### 4.5 Conclusion

L'exploration qualitative de la distribution spatiale verticale du zooplancton au cours de l'été a permis de vérifier nos hypothèses mais aussi de souligner des patrons particuliers grâce à l'étendue temporelle des données et l'approche par groupes de taille. Il est devenu clair que la stratification physico-chimique était en grande partie responsable de la structure du zooplancton observée. Des nuances à la distribution ont aussi été apportées par les facteurs biotiques. De ces derniers, seule la densité de prédateurs dans les deux premiers mètres de la colonne d'eau a pu être associée à la distribution verticale du zooplancton de grande taille. Le zooplancton suit une distribution typique de la DVM inverse, avec une plus faible densité la nuit dans le haut de l'épilimnion alors que l'on retrouve une densité plus élevée de prédateur. La biomasse de chlorophylle près de la surface ne s'est avérée d'aucun recours. L'objectif visant à isoler les grandes tendances de façon à relier qualitativement le patron vertical avec les facteurs mesurés dans les deux premiers mètres de la colonne d'eau a de tout évidence été rempli.

## CONCLUSION

Une meilleure compréhension des mécanismes régissant la distribution spatio-temporelle du zooplancton lacustre peut avoir des répercussions dans des domaines allant du calcul des flux énergétiques entre les niveaux trophiques (production secondaire) à la mise en évidence de comportements ou de choix par le zooplancton. Les implications sont vastes, par conséquent le domaine d'étude est complexe. Il devient alors nécessaire de délimiter le champ d'action de l'étude et de souligner ses particularités. La facette de la structure spatio-temporelle du zooplancton explorée ici fait référence à l'interaction entre les facteurs biotiques et abiotiques. Conséquemment nous avons misé sur l'échantillonnage des transects en continu garantissant une échelle de résolution élevée, sur un site d'étude de taille intermédiaire facilitant la mise en évidence du partage de la contribution des facteurs biotiques versus abiotiques, sur une approche par groupes de taille permettant de subdiviser une communauté éclectique en groupes un peu plus similaires et sur un suivi temporel étendu.

Deux questions fortement imbriquées l'une dans l'autre ont été abordée dans le présent travail. Tout d'abord quels patrons de distribution spatio-temporelle du zooplancton retrouvait-on dans la baie à l'étude? Et ensuite quels processus biotiques ou abiotiques pouvaient être responsables des patrons observés? Ces deux questions pouvaient être regroupées dans une seule demandant : Y a-t-il des patrons de distribution horizontale du zooplancton dans la baie Verte du lac Memphrémagog et comment les facteurs environnementaux peuvent-ils les expliquer? Les facteurs environnementaux étudiés étaient la prédation et la disponibilité des ressources (processus biotiques) ainsi que les courants et la physico-chimie de l'eau (processus abiotiques).

Découlant directement des questions, les grands objectifs fixés étaient (1) d'identifier et de décrire la structure spatiale horizontale du zooplancton, (2) de suivre l'évolution de la structure spatiale au cours de la journée mais aussi au courant de l'été, (3) d'identifier les processus et paramètres influençant la structure horizontale observée, en autres mots de séparer l'apport des variables biotiques par rapport aux variables abiotiques et (4) de regarder de façon exploratoire les patrons verticaux de manière à les relier avec les processus observés sur le plan horizontal.

L'approche retenue était l'approche comparative/descriptive. L'avantage d'une telle approche est qu'elle permet de dresser le portrait du comportement du zooplancton à l'échelle de la baie en entier dans la baie Verte au complet et qu'elle permet de garder l'échelle naturelle qui est impossible à répliquer réellement dans une situation expérimentale avec des poissons. Par contre les inconvénients résident dans le fait que l'environnement n'est pas contrôlé en approche descriptive, ce qui amène à prendre en considération beaucoup plus de facteurs et les interactions entre eux.

Afin de rencontrer les objectifs, la densité de zooplancton, la direction et la vitesse des courants, ainsi que les principaux paramètres de l'eau (biomasse de chlorophylle, température, oxygène dissous, pH et turbidité) ont été échantillonnés en continu le long d'un transect horizontal d'approximativement 400 m établi à travers la baie, entre la rive et le centre du plan d'eau. À cela s'ajoutaient deux stations d'échantillonnage du zooplancton sur le plan vertical (site semi-littoral et site pélagique) ainsi que trois traits horizontaux perpendiculaires au transect plus deux sites de sennage pour mesurer la densité de planctonivores (jeunes stades de poissons et les macroinvertébrés). Ces mesures ont été répétées dans le temps, c'est-à-dire au cours d'une même journée mais aussi au cours de la saison estivale (mai à septembre). À partir de cet ensemble de données le portrait général de la structure spatiale a été dressé avec les paramètres statistiques issus de la variographie et la partition de la variation a permis de partager la contribution des différentes variables explicatives à la structure spatiale du zooplancton observée, selon la taille du zooplancton et la période du jour ou le mois de l'été.



Il a été possible au cours de cette étude d'identifier et de décrire la structure spatiale présente dans la baie Verte du lac Memphrémagog tout au cours de l'été. L'ampleur de la portée, paramètre statistique issu de la variographie signalant l'étendue de l'autocorrélation, a pu être associée à un type de variable explicative. Une portée de grande amplitude était généralement associée à une plus grande portion de la variation de la structure spatiale du zooplancton expliquée par les courants. Alors qu'une portée de faible amplitude était plutôt associée à une plus grande portion de la variation de la structure spatiale du zooplancton expliquée par la densité de prédateurs. Aussi il a été démontré que la structure spatiale varie dans le temps tant au niveau de la journée qu'au cours de la saison. La structure spatiale horizontale du zooplancton varie au cours de la journée de façon cyclique. C'est-à-dire que les patrons de distribution du zooplancton se ressemblent pour une même période de la journée, d'une journée à l'autre. Par contre, la structure spatiale du zooplancton varie énormément au cours de l'été. De plus, il a été possible d'identifier la contribution des variables biotiques (abondance de prédateurs et biomasse de chlorophylle) et abiotiques (vitesse des courants) à la structure spatiale horizontale du zooplancton et de départager la contribution de chacune. Il a été trouvé que la contribution des différents facteurs explicatifs sur la structure spatiale variait selon le moment de la journée et au cours de l'été suivant les cycles biologiques et les événements ponctuels de courants. Pour une même période, le passage d'un apport majoritaire des variables biotiques à la structure spatiale vers un apport plus important des variables abiotiques se fait en lien avec une augmentation de l'échelle. Alors que la transition d'une variable biotique à l'autre se fait souvent en fonction avec le groupe de taille du zooplancton. Enfin les liens entre la structure spatiale horizontale du zooplancton et sa distribution verticale ont été explorés. Le facteur commun entre la structure spatiale horizontale et la structure verticale du zooplancton s'est avéré être la densité de prédateurs. En effet, de nombreux liens entre la répartition verticale du zooplancton et l'abondance de planctonivores dans les deux premiers mètres de la colonne d'eau ont été mis en évidence tout au cours de la période d'échantillonnage. Il est apparu évident que le zooplancton de grande taille adopte la migration verticale journalière inverse en réponse à la pression de prédation.

Par conséquent, il a été possible de vérifier l'hypothèse initiale et pousser plus loin la réflexion. Ainsi un patron journalier cyclique de distribution spatio-temporelle du zooplancton a été mis en évidence. De plus, les facteurs sélectionnés (la densité de prédateurs, la disponibilité des ressources et la vitesse des courants le long du transect) ont pu expliquer entre 0 et un peu plus de 60% de la variation de l'abondance du zooplancton dépendamment de l'échelle spatiale utilisée et du temps.

En conclusion, le présent travail s'inscrit en accord avec l'hypothèse des forces motrices multiples. Suivant cette hypothèse, nous avons pu mettre en évidence l'interaction ou le partage de la contribution des facteurs biotiques et abiotiques par la décomposition des échelles spatiales du site à l'étude. De plus l'importance de la contribution de ces différents facteurs s'est avérée être dynamique dans le temps, ce qui pourrait avoir des répercussions directes dans les domaines de modélisation des processus écologiques. À notre avis, il s'avère tout aussi important d'intégrer la dynamique temporelle de la structure spatiale du zooplancton aux théories écologiques et à la planification de l'échantillonnage qu'il peut être important de considérer l'hétérogénéité spatiale. Ceci mériterait l'attention de recherches futures. Enfin nous avons démontré l'utilité d'une approche par groupe de taille qui permet de détailler la structure spatio-temporelle du zooplancton et de mettre en évidence des particularités des processus biologiques. L'approche par groupes de taille est souvent une alternative offerte par les nouvelles technologies d'échantillonnage. Cette approche s'avère fiable et économique en temps et en effort ce qui permet de multiplier les mesures.

## APPENDICE A

### VÉRIFICATION DES COMPTES DU LOPC SUR LE TERRAIN

L'échantillonnage sur le terrain se fait en conditions plus difficiles et variées que l'environnement contrôlé du laboratoire. Dans le cas du LOPC, cela se traduit par le risque de compter comme du zooplancton ce qui n'en est pas : bulles et particules d'origines diverses. Afin de vérifier la validité des mesures terrain du LOPC, des échantillons ont été récoltés directement à la sortie du LOPC sur le terrain et conservés dans l'éthanol pour recomptage en laboratoire avec le LOPC en mode circulatoire. La recirculation permet d'enlever le « facteur bulles » et l'inspection visuelle des échantillons permet de vérifier l'absence de particules autres.

La vérification permet de valider les mesures prises par le LOPC sur le terrain. Il a été mis en évidence que le LOPC avait tendance à surestimer le nombre de zooplancton  $>200\ \mu\text{m}$  sur le terrain (figure A.1). Or cette surestimation est due au compte des bulles puisque les comptes terrain versus laboratoire deviennent équivalents lorsque l'on considère seulement le zooplancton  $>300\ \mu\text{m}$  (figure A.2).

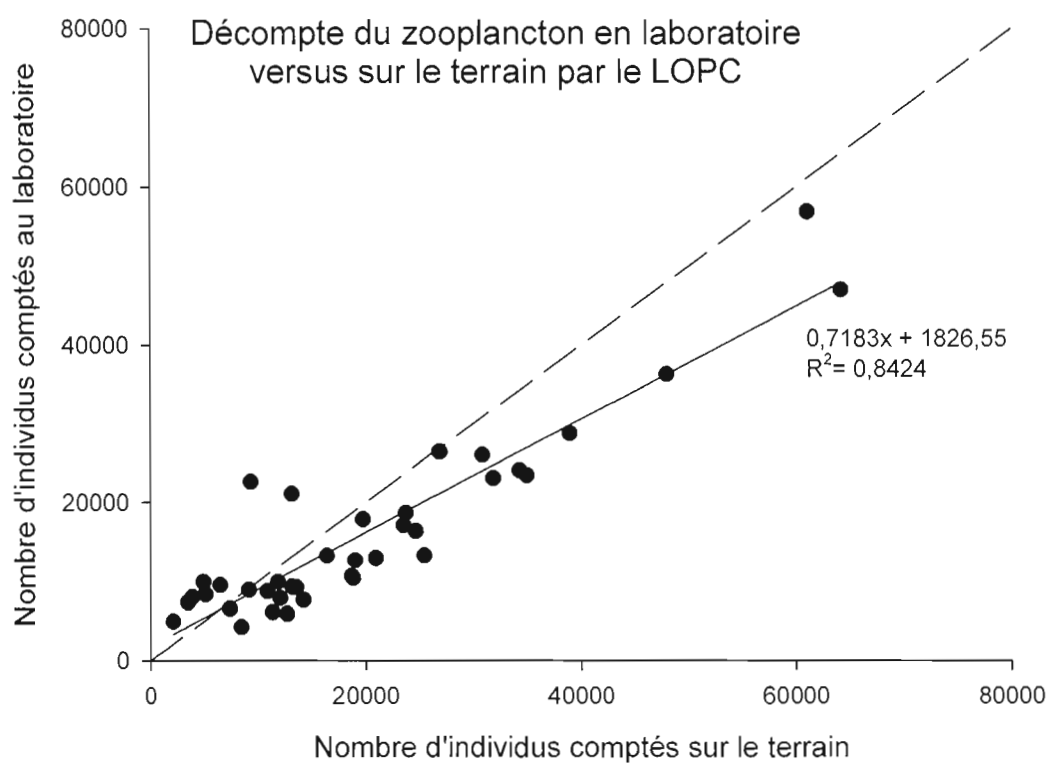


Figure A.1 Nombre d'individus zooplanctoniques de 200  $\mu\text{m}$  et plus comptés par le LOPC au laboratoire en fonction du nombre d'individus comptés sur le terrain par le LOPC pour une même section d'échantillon. La ligne pointillée représente le ratio 1:1. La fonction correspondant à la régression entre les valeurs mesurées est indiquée par la ligne pleine.

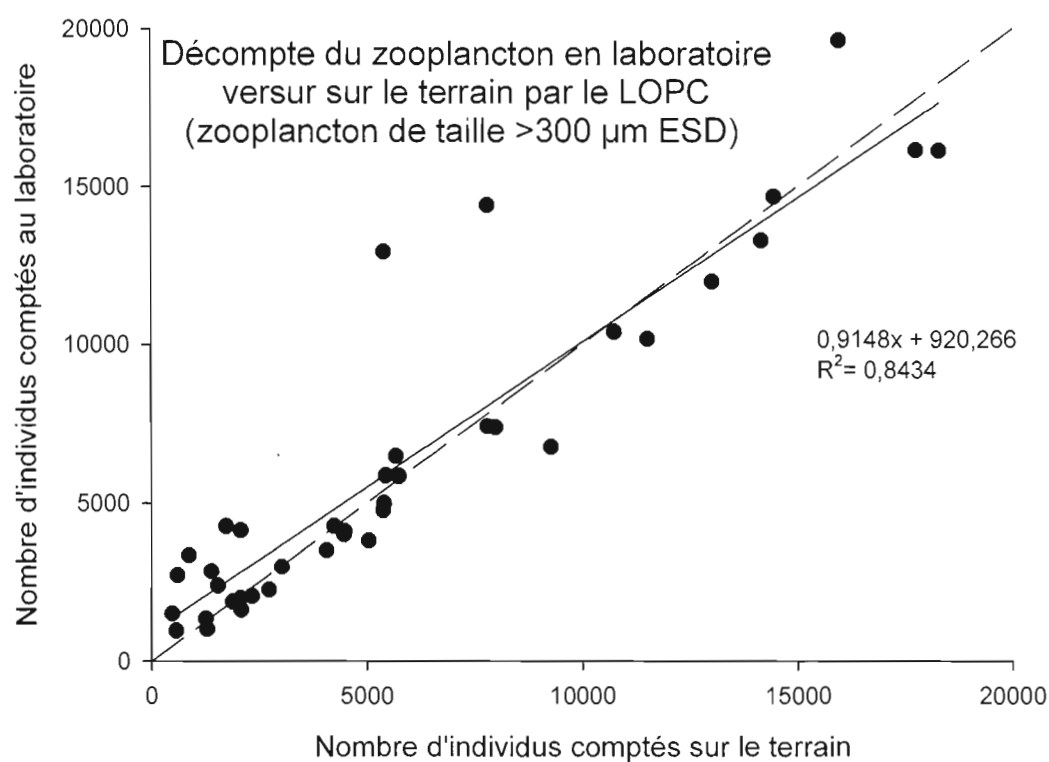


Figure A.2 Nombre d'individus zooplanctoniques de 300 µm et plus comptés par le LOPC au laboratoire en fonction du nombre d'individus comptés sur le terrain par le LOPC pour une même section d'échantillon. La ligne pointillée représente le ratio 1:1. La fonction correspondant à la régression entre les valeurs mesurées est indiquée par la ligne pleine.

## APPENDICE B

### COEFFICIENTS DE REGRESSION DES ACR POUR CHAQUE FACTEUR BIOTIQUE

Le calcul des coefficients de régression permet de mesurer le degré d'association entre la variable réponse, respectivement l'abondance totale du zooplancton pour toutes les échelles et l'abondance totale du zooplancton à grande échelle seulement, et les différentes variables explicatives. Une telle approche aide à départager l'interaction entre le zooplancton et les différents volets de la composante prédation.

Tableau B.1  
Coefficients de régression des ACR pour chaque facteur biotique à partir des valeurs d'abondance totale du zooplancton pour toutes les échelles spatiales. À noter que des ACR distinctes ont été effectuées pour les répliquats jour (midi) et nuit (minuit) de chacun des mois d'échantillonnage.

Mois	Moment d'échantillonnage	Chlorophylle <i>a</i> (µg/L)	0+ larves (#/L)	<i>Chaoborus</i> (#/L)	<i>Leptodora</i> (#/L)	Courants (cm/s)
Mai	Jour	0,09	2,60		-3,02	28,74
		-0,17	-0,20			0,05
	Nuit	-0,16	-0,53	0,74		-93,52
		0,42	0,03	0,59		-38,50
Juin	Jour	-0,23	-0,25			0,26
		0,76	0,17	-0,03		0,04
	Nuit	-0,07	-12,83	13,32	-0,04	0,15
		0,42	0,07	0,40		0,11
Juillet	Jour	0,03	0,50			0,31
		0,02	-0,43			-0,33
	Nuit	-0,15	0,15		0,18	0,50
		-0,15	-3,71	7,96	-8,70	
Août	Jour	-0,61	-0,15			-0,06
		-0,35	-0,06			-0,10
	Nuit	-0,19	1,26	-0,33	1,00	0,11
		0,17	1,08	-0,07	1,52	-0,02
Septembre	Jour	-0,07	0,57		0,31	0,06
		-0,40	0,13		0,44	-0,20
	Nuit	-0,10	0,21	0,32	-0,66	0,04
		0,37	0,04	0,04	-0,09	-0,01

Tableau B.2  
Coefficients de régression des ACR pour chaque facteur biotique à partir des valeurs d'abondance totale du zooplancton pour grande échelle spatiale seulement. À noter que des ACR distinctes ont été effectuées pour les réplicats jour (midi) et nuit (minuit) de chacun des mois d'échantillonnage.

Mois	Moment d'échantillonnage	Chlorophylle <i>a</i> (µg/L)	0+ larves (#/L)	<i>Chaoborus</i> (#/L)	<i>Leptodora</i> (#/L)	Courants (cm/s)
Mai	Jour	-0,00	-0,19		0,13	6,10
		-0,06	-0,07			-0,02
	Nuit	-0,03	-0,21	0,18		-0,54
		0,05	-0,08	0,08		
Juin	Jour	-0,21	0,21			0,44
		1,07	0,26	0,11		0,01
	Nuit	-0,01	-5,57	5,63	0,02	0,12
		0,32	-0,18	0,28		0,04
Juillet	Jour	-0,03	0,11			0,00
		0,02	-0,06			-0,23
	Nuit	-0,04	-0,03		-0,05	0,04
		0,01	-0,37	0,74	-0,85	0,00
Août	Jour	-0,39	0,10			-0,08
		-0,19	0,01			-0,10
	Nuit	-0,24	-0,04	-0,05	-0,18	0,05
		-0,02	0,04	0,05	0,10	0,01
Septembre	Jour	-0,02	0,06		0,08	-0,01
		-0,08	0,06		0,10	-0,04
	Nuit	-0,00	0,03	0,08	0,01	-0,01
		0,01	0,00	0,00	0,00	-0,00



## APPENDICE C

### PARTITION DE LA VARIATION DE L'ABONDANCE DE ZOOPLANKTON PAR GROUPES DE TAILLE : L'ESPACE EST UNE VARIABLE EXPLICATIVE

Résultats de la partition de la variation de l'abondance du zooplancton par groupes de taille (300 à 500  $\mu\text{m}$ , 500 à 750  $\mu\text{m}$  et  $>750$   $\mu\text{m}$ ). La variable réponse est la densité du zooplancton par groupes de taille alors que les variables réponses sont les courants normalisés, la biomasse de chlorophylle, la densité de prédateurs et les vecteurs spatiaux. Comme dans le cas de la partition avec l'abondance du zooplancton tous groupes confondus (figure 3.10), les données sont extrêmement spatialisées. Les figures C.1, C.2 et C.3 fournissent alors un complément à la figure 3.10.

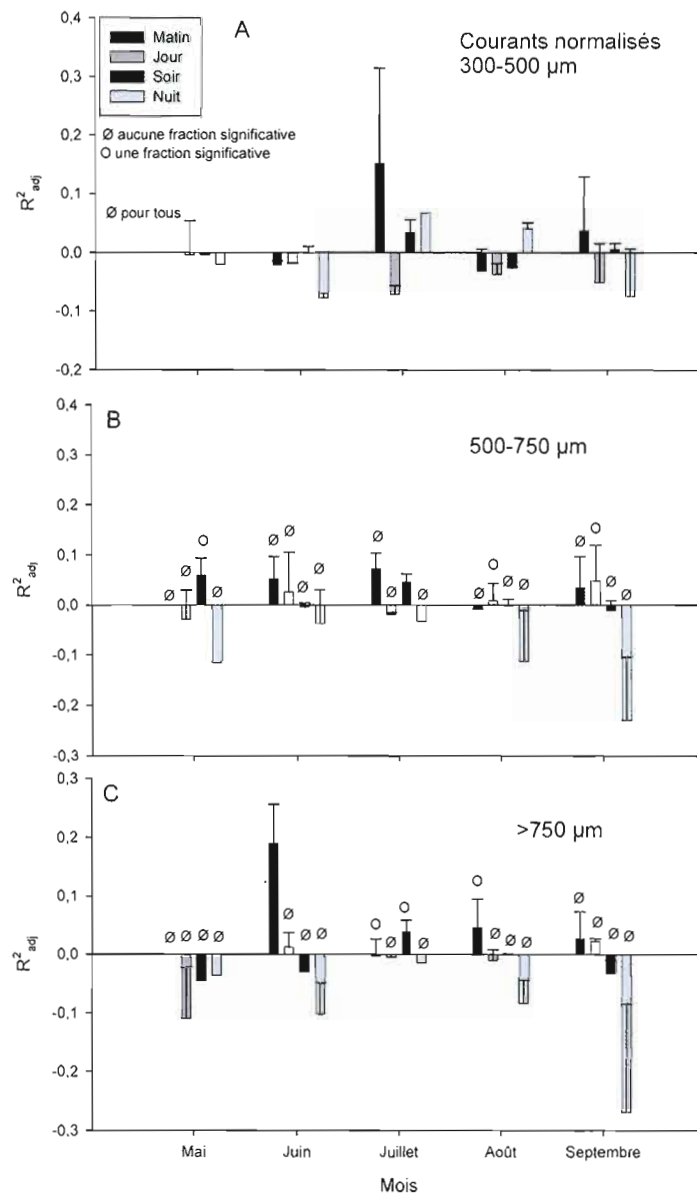


Figure C.1 Portion moyenne (et erreur type) de la variation de l'abondance du zooplancton filtrée pour l'espace expliquée par la vitesse des courants normalisés selon le moment de la journée et le mois. Les trois panneaux représentent les trois groupes de taille: la variation expliquée pour le zooplancton de petite taille (300-500 µm) est représentée dans le graphique A, la variation pour le zooplancton de moyenne taille (500-750 µm) se retrouve dans le graphique B et la variation du zooplancton de grande taille (>750 µm) est dans le graphique C. La présence d'un cercle barré au-dessus des barres indique qu'aucune des deux fractions pour les deux jours d'échantillonnage n'était significative alors qu'un cercle indique qu'une seule fraction était significative et qu'aucun cercle indique que les deux fractions étaient significatives.

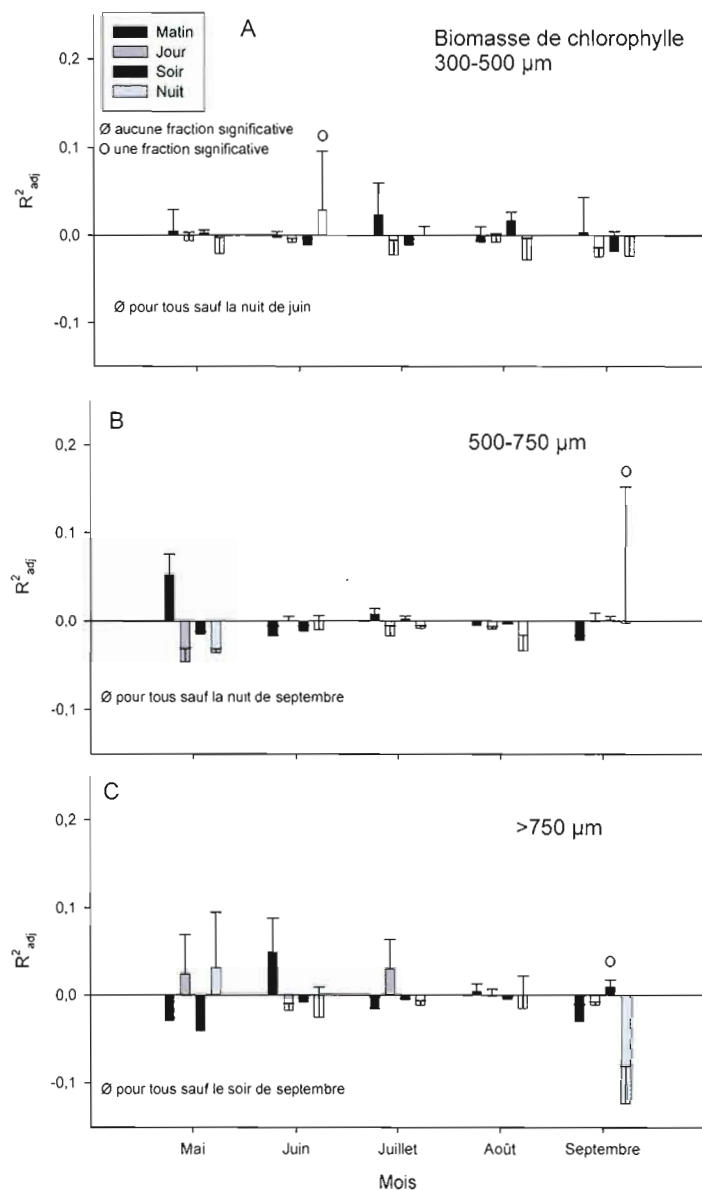


Figure C.2 Portion moyenne (et erreur type) de la variation de l'abondance du zooplancton filtrée pour l'espace expliquée par la biomasse de chlorophylle a selon le moment de la journée et le mois. Les trois panneaux représentent les trois groupes de taille: la variation expliquée pour le zooplancton de petite taille (300-500  $\mu\text{m}$ ) est représentée dans le graphique A, la variation pour le zooplancton de moyenne taille (500-750  $\mu\text{m}$ ) se retrouve dans le graphique B et la variation du zooplancton de grande taille (>750  $\mu\text{m}$ ) est dans le graphique C. La présence d'un cercle barré au-dessus des barres indique qu'aucune des deux fractions pour les deux jours d'échantillonnage n'était significative alors qu'un cercle indique qu'une seule fraction était significative et qu'aucun cercle indique que les deux fractions étaient significatives.

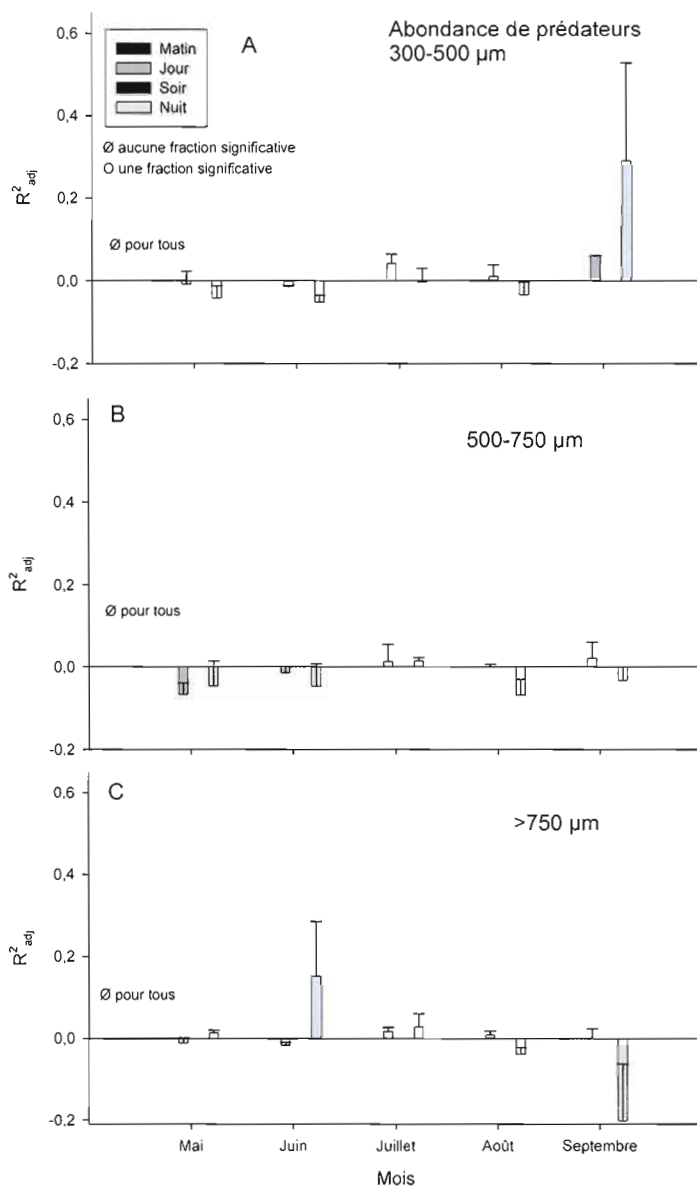


Figure C.3 Portion moyenne (et erreur type) de la variation de l'abondance du zooplancton filtrée pour l'espace expliquée par l'abondance de prédateurs selon le moment de la journée et le mois. Les trois panneaux représentent les trois groupes de taille: la variation expliquée pour le zooplancton de petite taille (300-500 µm) est représentée dans le graphique A, la variation pour le zooplancton de moyenne taille (500-750 µm) se retrouve dans le graphique B et la variation du zooplancton de grande taille (>750 µm) est dans le graphique C. La présence d'un cercle barré au-dessus des barres indique qu'aucune des deux fractions pour les deux jours d'échantillonnage n'était significative alors qu'un cercle indique qu'une seule fraction était significative et qu'aucun cercle indique que les deux fractions étaient significatives.

## APPENDICE D

### PATRONS VERTICAUX DU ZOOPLANCTON EN ZONE SEMI-LITTORALE

Le présent appendice est formé des figures montrant les patrons verticaux du zooplancton de trois groupes de taille (300 à 500  $\mu\text{m}$ , 500 à 750  $\mu\text{m}$  et  $>750$   $\mu\text{m}$ ) en région semi-littorale le jour et la nuit de mai à septembre. Ces derniers patrons sont plutôt similaires à ceux trouvés en zone pélagique (figures 4.2, 4.3 et 4.4).

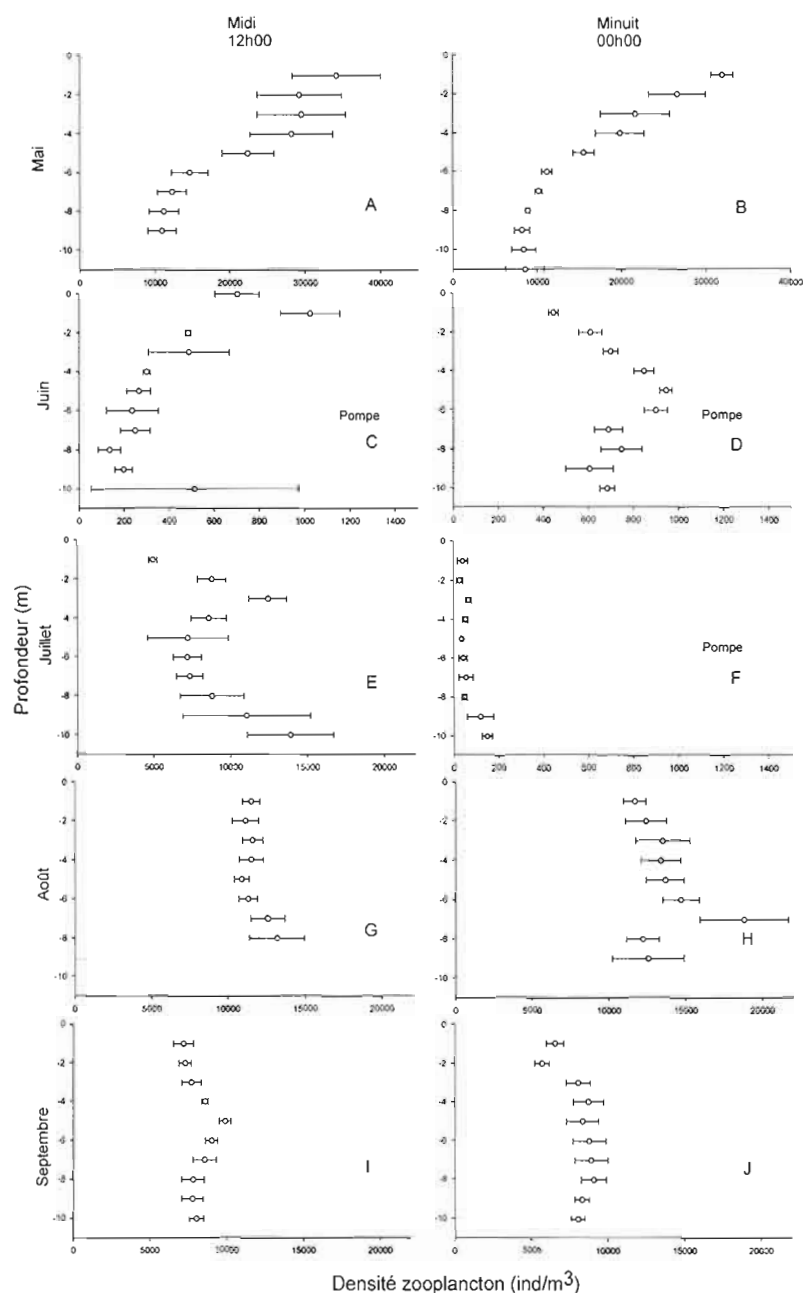


Figure D.1 Patrons verticaux semi-littoraux de la densité moyenne (et erreur type) du zooplancton de petite taille (300-500  $\mu\text{m}$  ESD) en fonction de la profondeur à midi (panneaux A, C, E, G et I) et minuit (panneaux B, D, F, H et J) de mai à septembre. Les graphiques utilisant les mesures provenant de la pompe (panneaux C, D et F) présentent une plus petite échelle de densité. Les lignes pointillées marquent la limite de l'épilimnion une fois la stratification de la colonne d'eau achevée.

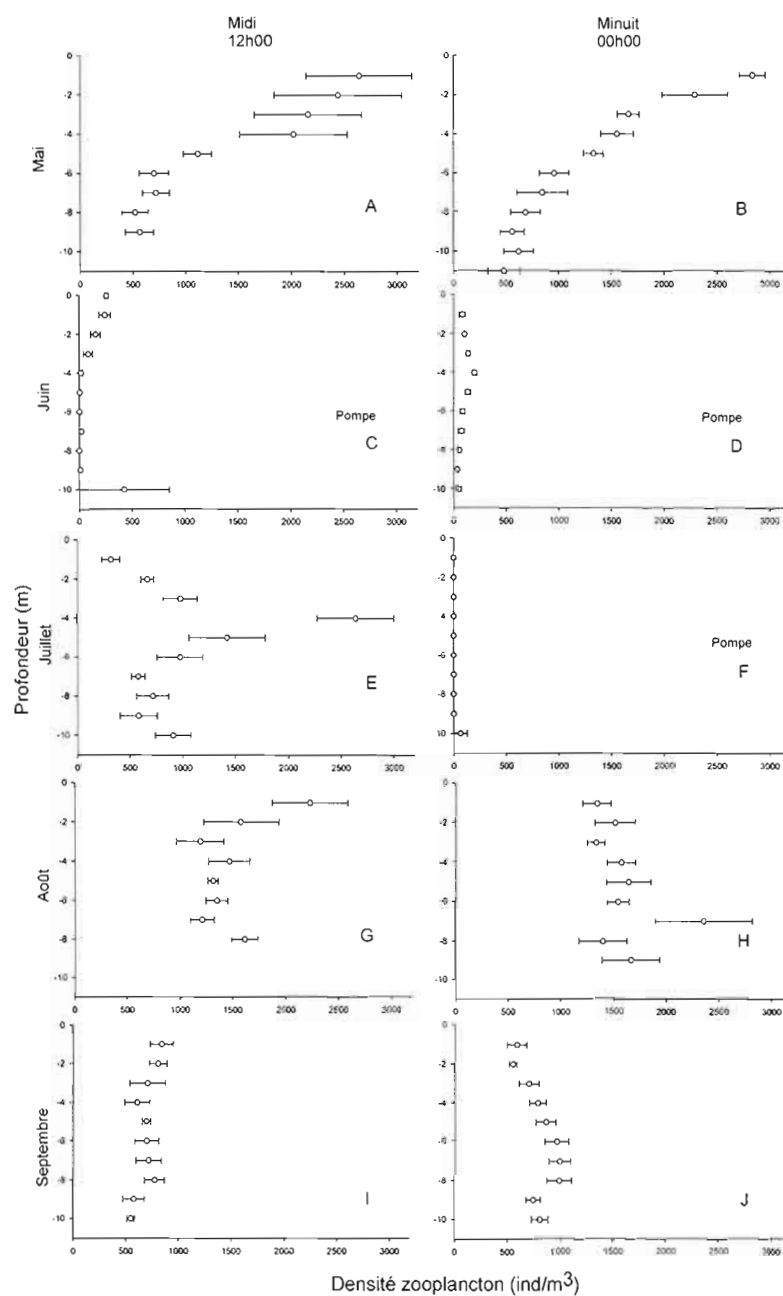


Figure D.2 Patrons verticaux semi-littoraux de la densité moyenne (et erreur type) du zooplancton de moyenne taille (500-750  $\mu\text{m}$  ESD) en fonction de la profondeur à midi (panneaux A, C, E, G et I) et minuit (panneaux B, D, F, H et J) de mai à septembre. Les graphiques utilisant les mesures provenant de la pompe (panneaux C, D et F) présentent une plus petite échelle de densité. Les lignes pointillées marquent la limite de l'épilimnion une fois la stratification de la colonne d'eau achevée.

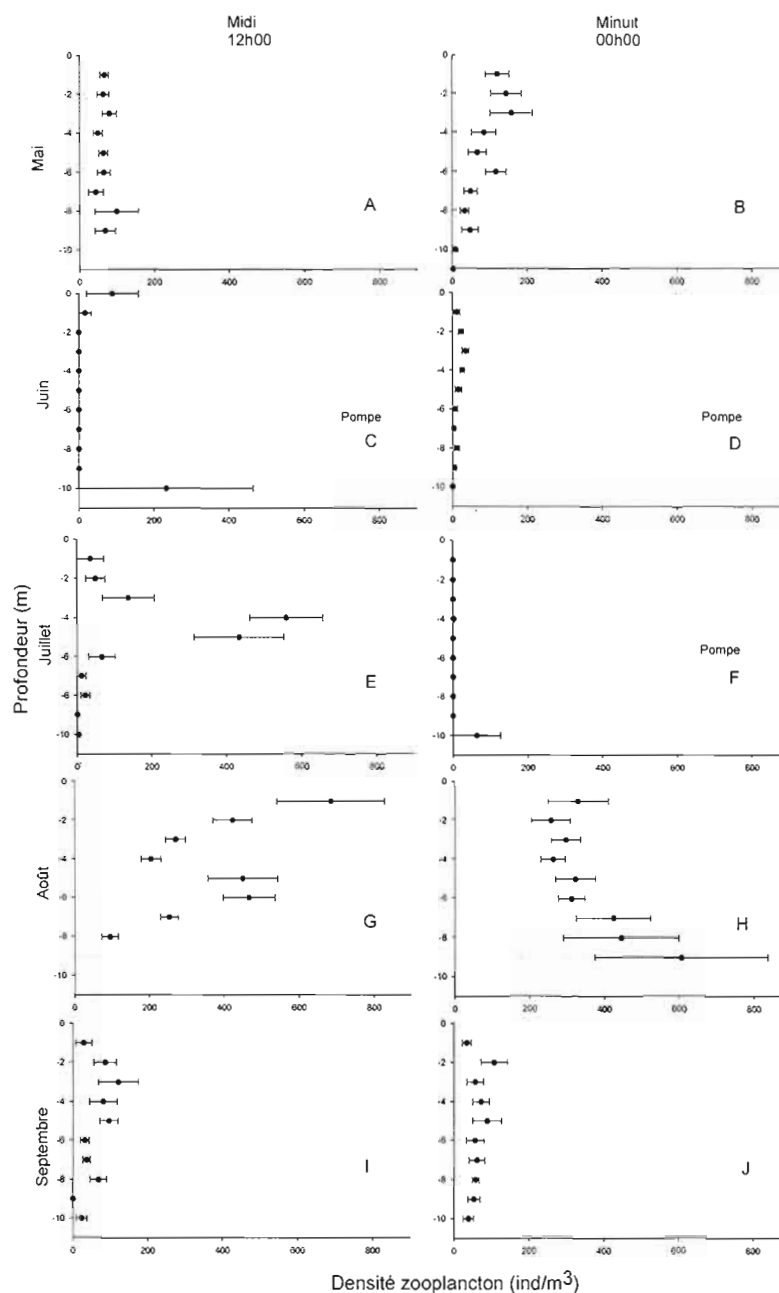


Figure D.3 Patrons verticaux semi-littoraux de la densité moyenne (et erreur type) du zooplancton de grande taille ( $>750 \mu\text{m}$  ESD) en fonction de la profondeur à midi (panneaux A, C, E, G et I) et minuit (panneaux B, D, F, H et J) de mai à septembre. Les graphiques utilisant les mesures provenant de la pompe (panneaux C, D et F) présentent une plus petite échelle de densité. Les lignes pointillées marquent la limite de l'épilimnion une fois la stratification de la colonne d'eau achevée.



## APPENDICE E

### COMPARAISON DES MESURES DU LOPC EN CONFORMATION T-FRAME AVEC LES MESURES EN CONFORMATION POMPE

En juin et juillet, des ennuis techniques ont forcé le recours à une méthode alternative au trait vertical avec le LOPC en conformation T-Frame remonté dans la colonne d'eau. L'alternative au trait vertical consistait à remonter une pompe dans la colonne d'eau afin de faire circuler le zooplancton jusqu'au LOPC resté sur le pont. Ce changement de la méthode rend les mesures de la densité du zooplancton en juin et la nuit de juillet difficilement comparables car le LOPC en conformation T-Frame est déjà connu pour décupler la densité du zooplancton (Finlay *et al.*, 2007). Par contre la figure E.1 montre que si la densité n'est pas comparable entre la méthode avec T-Frame et avec la pompe, la variation l'est, particulièrement pour le zooplancton de petite et moyenne taille.

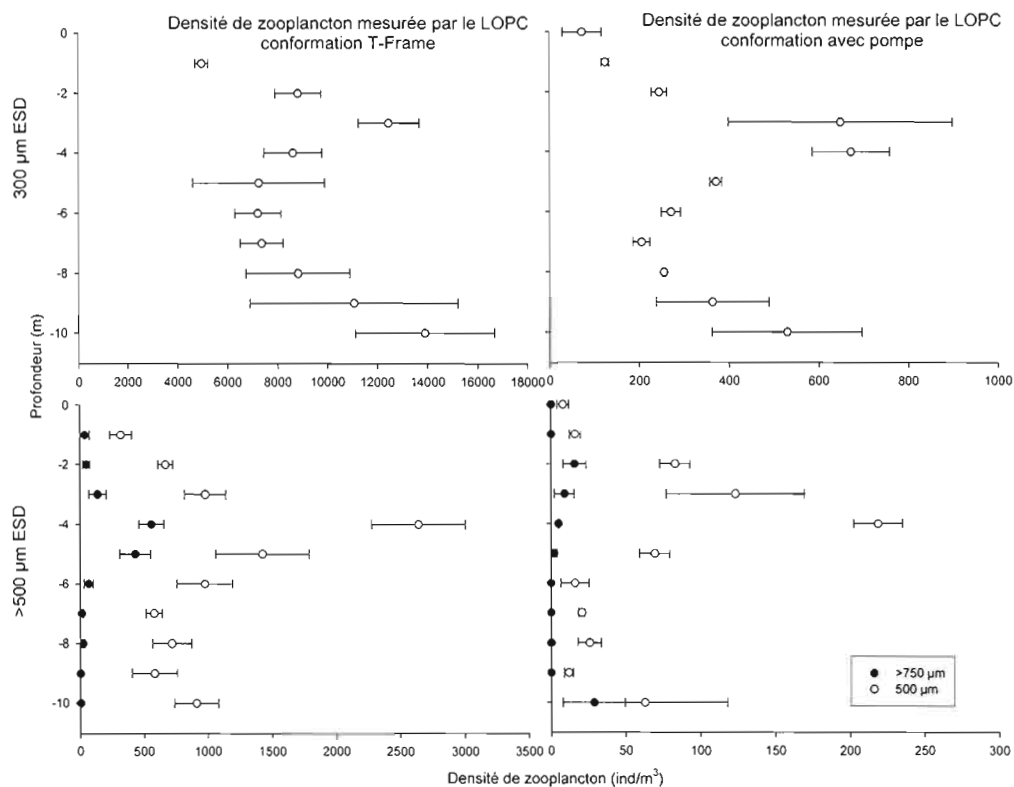


Figure E.1 Comparaison entre le profil mesuré par le LOPC en conformation T-Frame (section de gauche) et le profil mesuré par le LOPC en conformation pompe (section de droite) pour les trois groupes de taille (300 à 500 µm, 500 à 750 µm et >750 µm).

## RÉFÉRENCES

- Angeli, N., B. Pinel-Alloul, G. Balvay et I. Ménard. 1995. «Diel patterns of feeding and vertical migration in daphnids and diptomids during the clear water phase in Lake Geneva (France)». *Hydrobiologia* 300-301: 163-184.
- Arditi, R., N. Perrin et H. Saiah. 1991. «Functional responses and heterogeneities: an experimental test with cladocerans». *Oikos* 60: 69-75.
- Avois-Jacquet, C., P. Legendre, S. Masson et B. Pinel-Alloul. 2000. «Is the sampling strategy interfering with the study of spatial variability of zooplankton communities?». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57: 1940-1956.
- Bellier, E., P. Monestiez, J.-P. Durbec et J.-N. Candau. 2007. «Identifying spatial relationships at multiple scales: principal coordinates of neighbour matrices (PCNM) and geostatistical approaches». *Ecography* 30: 385-399.
- Berzins, B. 1958. «Ein Planktologisches Querprofil». *Rep. Ist. Fresh-wat. Res. Drottningholm* 39: 5-22.
- Birge, E. A. 1897. «Plankton studies on Lake Mendota, II. The crustacea of the plankton in July 1894-December 1896». *Transactions of the Wisconsin Academy of Sciences, Arts and Letters* 11: 274-448.
- Bivand, R. (2006). Spatial dependence: weighting schemes, statistics and models (spdep). Version 0.3-22.
- Boersma, M. M., O. F. R. Van Tonqeren et W. M. Mooij. 1996. «Seasonal patterns in the mortality of Daphnia species in a shallow lake». *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences* 53: 18-28.
- Borcard, D. et P. Legendre. 1994. «Environmental control and spatial structure in ecological communities: an exemple using Oribatid mites (Acari, Oribatei)». *Environmental and Ecological Statistics* 1: 37-61.
- Borcard, D. et P. Legendre. 2002. «All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices». *Ecological Modelling* 153: 51-68.

- Borcard, D., P. Legendre, C. Avois-Jacquet et H. Tuomisto. 2004. «Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales». *Ecology* 85: 1826-1832.
- Borcard, D., P. Legendre et P. Drapeau. 1992. «Partialling out the spatial component of ecological variation». *Ecology* 73: 1045-1055.
- Boudreau, S. A. et N. D. Yan. 2003. «The differing crustacean zooplankton communities of Canadian Shield lakes with and without the nonindigenous zooplanktivore *Bythotrephes longimanus*». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 60: 1307-1313.
- Burks, R. L., E. Jeppesen et D. M. Lodge. 2000. «Chemicals from macrophytes and fishes suppress *Daphnia* growth and alter life history traits». *Oikos* 88: 139-147.
- Burks, R. L., E. Jeppesen et D. M. Lodge. 2001. «Littoral zone structures as *Daphnia* refugia against fish predators». *Limnology and Oceanography* 46: 230-237.
- Burks, R. L. et D. M. Lodge. 2002. «Cued in: advances and opportunities in freshwater chemical ecology». *Journal of Chemical Ecology* 28: 1901-1917.
- Burks, R. L., D. M. Lodge, E. Jeppesen et T. L. Lauridsen. 2002. «Diel horizontal migration of zooplankton: costs and benefits of inhabiting the littoral». *Freshwater Biology* 47: 343-365.
- Butorina, L. G. 1986. «On the problem of aggregations of plankton crustaceans *Polyphemus pediculus* (L.), Cladocera». *Archiv für Hydrobiologie* 105: 355-386.
- Byron, E. R., P. T. Whitman et C. R. Goldman. 1983. «Observation on copepod swarms in Lake Tahoe». *Limnology and Oceanography* 28: 378-382.
- Chang, K.-H. et T. Hanazato. 2004. «Diel vertical migrations of invertebrate predators (*Leptodora kindtii*, *Thermocyclops taihokuensis*, and *Mesocyclops* sp.) in a shallow, eutrophic lake». *Hydrobiologia* 528: 249-259.
- Chessel, D., A. B. Dufour et S. Dray (2005). Analysis of Environmental Data: Exploratory and Euclidean methods in Environmental sciences (ade4). Version 1.4-0.
- Colebrook, J. M. 1960. «Plankton and water movements in Windermere». *The Journal of Animal Ecology* 29: 217-240.
- Colebrook, J. M. 1960a. «Plankton and water movements in Lake Windermere». *Journal of animal Ecology* 29: 217-240.
- Colebrook, J. M. 1960b. «Some observations of zooplankton swarms in Windermere». *Journal of animal Ecology* 29: 241-242.

- Davies, J. 1985. «Evidence for a diurnal horizontal migration in *Daphnia hyalina lacustris* Sars». *Hydrobiologia* 120: 103-105.
- Davis, C. C. 1969. «Seasonal distribution, constitution and abundance of zooplankton in Lake Erie». *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 26: 2459-2476.
- De Meester, L. 1991. «An analysis of the phototactic behaviour of *Daphnia magna* clones and their sexual descendants». *Hydrobiologia* 225: 217-227.
- De Meester, L. 1993. *The vertical distribution of Daphnia magna genotypes selected for different phototactic behaviour: Outdoor experiments. Diel vertical migration of zooplankton* (Lelystad). Archiv fur Hydrobiologie Beiheft, 137-155
- De Meester, L. et H. J. Dumont. 1988. «The genetics of phototaxis in *Daphnia magna*: existence of three phenotypes for vertical migration among parthenogenetic females». *Hydrobiologia* 162: 47-55.
- De Nie, H. W., H. J. Bromley et J. Vijverberg. 1980. «Distribution patterns of zooplankton in Tjeukemeer, The Netherlands». *Journal of Plankton Research* 2: 317-334.
- Dodson, S. I. 1988. «The ecological role of chemical stimuli for the zooplankton: predator-avoidance behaviour in *Daphnia*». *Limnology and Oceanography* 33: 1431-1439.
- Dörner, H., A. Wagner et J. Benndorf. 1999. «Predation by piscivorous fish on age-0 fish: spatial and temporal variability in a biomanipulated lake (Bautzen reservoir, Germany)». *Hydrobiologia* 408-409: 39-46.
- Downing, J. A., Y. T. Prairie, J. J. Cole, C. M. Duarte, L. J. Tranvik, R. G. Striegl, W. H. McDowell, P. Kortelainen, N. F. Caraco, J. M. Melack et J. J. Middelburg. 2006. «The global abundance and size distribution of lakes, ponds, and impoundments». *Limnology and Oceanography* 51: 2388-2397.
- Dray, S., P. Legendre et P. R. Peres-Neto. 2006. «Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM)». *Ecological Modelling* 196: 483-493.
- Dutilleul, P. et P. Legendre. 1993. «Spatial heterogeneity against heteroscedasticity: an ecological paradigm versus a statistical concept». *Oikos* 66: 152-171.
- Fernandez-Rosado, M. J. et J. Lucena. 2001. «Space-time heterogeneities of the zooplankton distribution in La Concepcion reservoir (Istan, Malaga; Spain)». *Hydrobiologia* 455: 157-170.
- Finlay, K., B. E. Beisner et A. J. D. Barnett. 2007. «The use of the Laser Optical Plankton Counter to measure zooplankton size, abundance, and biomass in small freshwater lakes». *Limnology and Oceanography: Methods* 5: 41-49.

- Flik, B. J. G. et J. Ringelberg. 1993. «Influence of food availability on the initiation of diel vertical migration (DVM) in Lake Maarsseveen». *Archiv fur hydrobiologie* 39: 57-65.
- Folt, C. et C. R. Goldman. 1981. «Allelopathy between zooplankton: A mechanism for interference competition». *Science* 213: 1133-1135.
- Gannon, J. E. 1975. «Horixontal distribution of crustacean zooplankton along a cross lake transect in Lake Michigan». *Journal of Great Lakes Research* 1: 79-91.
- Gélinas, M., B. Pinel-Alloul et M. Slusarczyk. 2007. «Alternative antipredator responses of two coexisting *Daphnia* species to negative size selection by YOY perch». *Journal of Plankton Research* 29: 775-789.
- George, D. G. 1974. «Dispersion patterns in the zooplankton populations of a eutrophic reservoir». *Journal of animal Ecology* 43: 537-551.
- George, D. G. et R. W. Edwards. 1973. «*Daphnia* distribution within Langmuir circulations». *Limnology and Oceanography* 18: 798-800.
- George, G. D. et I. J. Winfield. 2000. «Factors influencing the spatial distribution of zooplankton and fish in Loch Ness, UK». *Freshwater Biology* 43: 557-570.
- Gliwicz, Z. M. et A. Rykowska. 1992. «Shore avoidance in zooplankton: A predator-induced behavior or predator-induced mortality». *Journal of Plankton Research* 14: 1331-1342.
- Griffith, D. A. et P. R. Peres-Neto. 2006. «Spatial modeling in ecology: The flexibility of eigenfunction spatial analyses». *Ecology* 87: 2603-2613.
- Hart, R. C. 1990. «Zooplankton distribution in relation to turbidity and related environmental gradients in a large subtropical reservoir: patterns and implications». *Freshwater Biology* 24: 241-263.
- Hayward, R. S. et D. N. Gallup. 1976. «Feeding, filtering and assimilation in *Daphnia schodleri* as affected by environmental conditions». *Archiv fur hydrobiologie* 77: 139-163.
- Helgen, J. C. 1987. «Feeding rate inhibition in crowded *Daphnia pulex*». *Hydrobiologia* 154: 113-119.
- Hembre, L. K. et R. O. Megard. 2003. «Seasonal and diel patchiness of a *Daphnia* population: An acoustic analysis». *Limnology and Oceanography* 48: 2221-2233.

- Herman, A. W., B. Beanlands et E. F. Phillips. 2004. «The next generation of Optical Plankton Counter: the Laser OPC». *Journal of Plankton Research* 26: 1135-1145.
- Hobaek, A. et P. Larsson. 1990. «Sex Determination in *Daphnia Magna*». *Ecology* 71: 2255-2268.
- Hotelling, H. 1933. «Analysis of a complex of statistical variables into principal components». *Journal of Educational Psychology* 24: 417-441.
- Houlding, S. W. 2000. *Practical Geostatistics*. Berlin: Springer, 159 p.
- Hutchinson, G. E. 1967. *Introduction to lake biology and the limnoplankton, A treatise of limnology*. New York: John Wiley and Sons, 1115 p.
- ILEC, *World Lake Database*. 2001 -. Base de données en ligne. International Lake Environment Committee. <<http://www.ilec.or.jp/database/nam/nam-48.html>>. Consulté le 09/08/07.
- Jensen, K. H., P. J. Jakobsen et O. T. Kleiven. 1998. «Fish kairomone regulation of internal swarm structure in *Daphnia pulex* (Cladocera: Crustacea)». *Hydrobiologia* 368: 123-127.
- Johannsson, O. E., E. L. Mills et R. O'Gorman. 1991. «Changes in the nearshore and offshore zooplankton communities in Lake Ontario: 1981-88». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48: 1546-1557.
- Kaevats, L., G. W. Sprules et B. J. Shuter. 2005. «Effects of wind-induced spatial variation in water temperature and zooplankton concentration on the growth of YOY smallmouth bass, *Micropterus dolomieu*». *Environmental Biology of Fishes* 74: 273-281.
- Kelmetsen, A. 1970. «Plankton swarms in lake Gjorkvatn, east Finmark Astarte». *Journal of Arctic Biology* 3: 83-85.
- Kolasa, J. et C. D. Rollo. 1991. «Introduction: The heterogeneity of heterogeneity: A glossary.». In *Ecological heterogeneity*, sous la dire. de J. Kolasa and S. T. A. Pickett, 1: 1-23. New York: Springer-Verlag.
- Kozhov, M. 1963. *Lake Baikal and its life, Monographiae Biologicae*. Springer, 352 p.
- Künne, C. 1925-1926. «Über Schwarmbildung bei *Bosmina longirostris* O. F. M.». *Archiv für Hydrobiologie* 16: 508.
- Lampert, W. 1993. *Ultimate causes of diel vertical migration of zooplankton: New evidence for the predator-avoidance hypothesis. Diel vertical migration of zooplankton* (Lelystad, The Netherlands). Archiv für Hydrobiologie Ergebnisse der Limnologie, 79-88

- Lampert, W. et U. Sommer. 1997. *Limnoecology: The Ecology of Lakes and Streams*. Oxford University Press, 382 p.
- Langford, R. R. 1938. «Diurnal and seasonal changes in the distribution of limnetic crustacea in lake Nipissing, Ontario». *Univ. Toronto Stud. Biol. Serv.* 45: 1-142.
- Larsson, P. et S. I. Dodson. 1993. «Invited Review: chemical communication in planktonic animals». *Archiv fur hydrobiologie* 129: 129-155.
- Lauridsen, T. L., E. Jeppesen, S. F. Mitchell, D. M. Lodge et R. L. Burks. 1999. «Diel variation in horizontal distribution of *Daphnia* and *Ceriodaphnia* in oligotrophic and mesotrophic lakes with contrasting fish densities». *Hydrobiologia* 408/409: 241-250.
- Leach, J. H. 1973. «Seasonal distribution, composition and abundance of zooplankton in Ontario Waters of Lake St. Clair». *Proceedings of the 15th Conference of the International Association for Great Lakes Research* 54-64.
- Legendre, P. 1993. «Spatial autocorrelation: troubles or new paradigm?». *Ecology* 74: 1659-1673.
- Legendre, P. et M.-J. Fortin. 1989. «Spatial pattern and ecological analysis». *Vegetatio* 80: 107-138.
- Legendre, P. et L. Legendre. 1998. *Numerical Ecology*. Amsterdam: Elsevier Scientific Publishing Compagny, 853 p.
- Legendre, P. et M. Troussellier. 1988. «Aquatic heterotrophic bacteria: modeling in the presence of spatial autocorrelation». *Limnology and Oceanography* 33: 1055-1067.
- Levy, D. A. 1991. «Acoustic analysis of diel vertical migration behavior of *Mysis relicta* and Kokanee (*Oncirhynchus nerka*) within Okanagan Lake, British Columbia». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48: 67-72.
- Loose, C. J. 1993. *Daphnia diel vertical migration behavior: Response to vertebrate predator abundance. Diel vertical migration of zooplankton* (Lelystad). Archiv fur Hydrobiologie Beiheft, 29-36
- Lopez, C. et E. Zoppi de Roa. 2005. «Day-Night Vertical Distribution and Feeding Patterns of Fourth Instar of Chaoborus Larvae in a Neotropical Reservoir (Socuy Reservoir, Venezuela)». *Internat. Rev. Hydrobiol.* 90: 171-184.
- Ludovisi, A., M. Minozzo, P. Pandolfi et I. M. Taticchi. 2005. «Modelling the horizontal spatial structure of planktonic community in Lake Trasimeno (Umbria, Italy) using multivariate geostatistical methods». *Ecological Modelling* 181: 247-262.



- Masson, S., N. Angeli, J. Guillard et B. Pinel-Alloul. 2001. «Diel vertical and horizontal distribution of crustacean zooplankton and young of the year fish in a sub-alpine lake: an approach based on high frequency sampling». *Journal of Plankton Research* 23: 1041-1060.
- Masson, S., B. Pinel-Alloul et P. Dutilleul. 2004. «Spatial heterogeneity of zooplankton biomass and size structure in southern Québec lakes: variation among lakes and within lake among epi-, meta- and hypolimnion strata». *Journal of plankton research* 26: 1441-1458.
- McIntire, D. C., G. L. Larson et R. E. Truitt. 2007. «Seasonal and interannual variability in the taxonomic composition and production dynamics of phytoplankton assemblages in Crater Lake, Oregon». *Hydrobiologia* 574: 179-204.
- McNaught, D. C. et A. D. Hasler. 1961. «Surface schooling and feeding behaviour in white bass». *Limnology and Oceanography* 6:
- Mehner, T., F. Holker et P. Kasprzak. 2005. «Spatial and temporal heterogeneity of trophic variables in a deep lake as reflected by repeated singular sampling». *Oikos* 108: 401-409.
- Mehner, T. et R. Thiel. 1999. «A review of predation impact by 0+ fish on zooplankton in fresh and brackish waters of the temperate northern hemisphere». *Environmental Biology of Fishes* 56: 169-181.
- Müller, J. et A. Seitz. 1993. *Habitat partitioning and differential vertical migration of some Daphnia genotype in a lake. Diel vertical migration of zooplankton* (Lelystad). Archiv für hydrobiologie Beiheft, 167-174
- Neess, J. C. (1949). A contribution to aquatic population dynamics, Univ. Wis. Madison. **Ph. D. Thesis:** 103 p.
- Nurminen, L. K. et J. A. Horppila. 2002. «A diurnal study on the distribution of filter feeding zooplankton: Effect of emergent macrophytes, pH and lake trophy». *Aquatic Sciences* 64: 198-206.
- Pace, M. L., S. E. G. Findlay et D. Lints. 1992. «Zooplankton in advective environments: the Hudson River community and a comparative analysis». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49: 1060-1069.
- Patalas, K. 1969. «Composition and horizontal distribution of crustacean plankton in lake Ontario». *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 26: 2135-2164.
- Patalas, K. 1981. «Spatial structure of the crustacean planktonic community in Lake Winnipeg, Canada». *Verh. int. Ver. Limnol.* 21: 305-311.

- Patalas, K. et A. Salki. 1992. «Crustacean plankton in Lake Winnipeg: variation in space and time as a function of lake morphology, geology and climate». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49: 1035-1059.
- Pennack, R. W. 1978. *Fresh-water Invertebrates of the United States*. New York: John Wiley & Sons, 803 p.
- Peres-Neto, P. R. 2006. «A unified strategy for estimating and controlling spatial, temporal and phylogenetic autocorrelation in ecological models». *Oecol. Bras.* 10: 105-119.
- Peres-Neto, P. R., P. Legendre, S. Dray et D. Borcard. 2006. «Variation partitioning of species data matrices: Estimation and comparison of fractions». *Ecology* 87: 2614-2625.
- Pijanowska, J., P. Dawidowicz et L. J. Weider. 2006. «Predator-induced escape response in *Daphnia*». *Archiv fur Hydrobiologie* 167: 77-87.
- Pinel-Alloul, B. 1995. «Spatial heterogeneity as a multiscale characteristic of zooplankton community». *Hydrobiologia* 300/301: 17-42.
- Pinel-Alloul, B., J. A. Downing, M. P russe et G. Codin-Blumer. 1988. «Spatial heterogeneity in freshwater zooplankton: variation with body size, depth and scale». *Ecology* 69: 1393-1400.
- Pinel-Alloul, B. et A. Ghadouani. 2007. «Spatial heterogeneity of planktonic microorganisms in aquatic systems: multiscale patterns and processes». In *The importance of spatial scale on the analysis of patterns and processes in microbial communities*, sous la dire. de R. B. Franklin and A. L. Mills, 203-309. Kluwer Publishers.
- Pinel-Alloul, B., C. Guay, N. Angeli, P. Legendre, P. Dutilleul, G. Balvay, D. Gerdeaux et J. Guillard. 1999. «Large-scale spatial heterogeneity of macrozooplankton in Lake of Geneva». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 1437-1451.
- Pinel-Alloul, B., G. Methot et N. Z. Malinsky-Rushansky. 2004. «A short-term study of vertical and horizontal distribution of zooplankton during thermal stratification in Lake Kinneret, Israel». *Hydrobiologia* 526: 85-98.
- Pinel-Alloul, B. et D. Pont. 1991. «Spatial distribution patterns in freshwater macrozooplankton: variation with scale». *Canadian Journal of Zoology* 69: 1557-1570.
- Pont, D. 1986. «Structure spatiale d'une population du cyclopide *Acanthocyclops robustus* dans une rizi re de Camargue (France)». *Acta. Oecol. Gen.* 7: 289-302.
- Prairie, Y. T. et C. M. Duarte. 1996. «Weak density-dependence and short-term perturbations as determinants of phytoplankton temporal dynamics». * coscience* 3: 451-460.

- Putzeys, S. et H. Hernandez-Leon. 2005. «A model of zooplankton diel vertical migration off the Canary Islands: implication for active carbon flux». *Journal of Sea Research* 53: 213– 222.
- Quinn, G. P. et M. J. Keough. 2003. *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge: Cambridge University Press, 537 p.
- Ragotskie, R. A. et R. A. Bryson. 1953. «Correlations of currents with the distribution of adult *Daphnia* in Lake Mendota». *Journal of Marine Research* 12: 157-172.
- Rao, C. R. 1964. «The use and interpretation of principal component analysis in applied research». *Sankhyaa. Ser. A* 26: 329-358.
- Rao, C. R. 1973. *Linear Statistical Inference and Its Applications*. New York: Wiley,
- Reichwaldt, E. S., I. D. Wolf et H. Stibor. 2005. «Effects of a fluctuating temperature regime experienced by *Daphnia* during diel vertical migration on *Daphnia* life history parameters». *Hydrobiologia* 543: 199-205.
- Ribeiro, P. J. et P. J. Diggle (2006). Analysis of geostatistical data (geoR). Version 1.6-5.
- Richerson, P. J., T. M. Powell, M. R. Leigh-Abbott et J. A. Coil. 1978. «Spatial heterogeneity in a closed basin. In Spatial pattern in plankton communities. J. H Steele (ed.)». *Mar. Sci. (Plenum)* 3: 239-276.
- Ringelberg, J. 1991. «A mechanism of predator-mediated induction of diel vertical migration in *Daphnia hyalina*». *Journal of Plankton Research* 13: 83-89.
- Ringelberg, J. 1993a. *Diel vertical migration of zooplankton. International Symposium* (Lelystad). Archiv fur hydrobiologie, 222 p.
- Ringelberg, J. 1993b. *Phototaxis as a behavioural component of diel vertical migration in a pelagic Daphnia. Diel vertical migration of zooplankton* (Lelystad, The Netherlands). Archiv für Hydrobiologie Ergebnisse der Limnologie, 45-55
- Romare, P., S. Berg, T. Lauridsen et E. Jeppesen. 2003. «Spatial and temporal distribution of fish and zooplankton in a shallow lake». *Freshwater Biology* 48: 1353-1362.
- Roozen, F. et M. Lüring. 2001. «Behavioural response of *Daphnia* to olfactory cues from food, competitors and predators». *Journal of Plankton Research* 23: 797-808.
- Russel, F. S. 1926. «The vertical distribution of marine macroplankton. IV. The apparent importance of light intensity as a controlling factor in the behaviour of certain species in the Plymouth Area». *J. mar. biol. Ass. U.K* 415-440.

- Sartory, D. P. et J. U. Grobelaar. 1984. «Extraction of chlorophyll a from freshwater phytoplankton for spectrophotometric analysis». *Hydrobiologia* 114: 177-187.
- Sommer, U., Z. M. Gliwicz, T. L. Lauridsen et A. Duncan. 1986. «The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters». *Archiv fur Hydrobiologie* 106: 433-471.
- Southern, R. et A. C. Gardiner. 1926. «The seasonal distribution of the crustacea of the plankton of Lough Derg and the R. Shannon.». *Sci. Invest. Minist. Fish. Irish* 1: 171.
- Spaak, P. et J. R. Hoekstra. 1993. *Clonal structure of the Daphnia population in Lake Maarsseveen: Its implications for diel vertical migration. Diel vertical migration of zooplankton* (Lelystad). *Archiv fur hydrobiologie Beiheft*, 157-165
- Stan, R. H. 1971. «The horizontal-vertical distribution hypothesis: Langmuir circulation and *Daphnia* distributions». *Limnology and Oceanography* 16: 453-466.
- Stockwell, J. D., P. Dutilleul et W. G. Sprules. 2002. «Spatial structure and the estimation of zooplankton biomass in Lake Erie». *Journal of Great Lakes Research* 28: 362-378.
- Sütfield, R., F. Petereit et A. Nahrstedt. 1996. «Resorcinol in exudates of *Nuphar lutea*». *Journal of Chemical Ecology* 22: 2221-2231.
- Szulkin, M., P. Dawidowicz et S. I. Dodson. 2006. «Behavioural uniformity as a response to cues of predation risk». *Animal Behaviour* 71: 1013-1019.
- ter Braak, C. J. F. 1986. «Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis». *Ecology* 67: 1167-1179.
- ter Braak, C. J. F. 1987. «The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis». *Vegetatio* 69: 69-77.
- Tessier, A. J. 1983. «Coherence and horizontal movements of patches of *Holopedium gibberum* (Cladocera)». *Oecologia* 60: 71-75.
- Thackeray, S. J., G. D. George, R. I. Jones et I. J. Winfield. 2004. «Quantitative analysis of the importance of wind-induced circulation for the spatial structuring of planktonic population». *Freshwater Biology* 49: 1091-1102.
- Thackeray, S. J., G. D. George, R. I. Jones et I. J. Winfield. 2005. «Vertical heterogeneity in zooplankton community structure: a variance partitioning approach». *Archiv fur hydrobiologie* 164: 257-275.
- Thackeray, S. J., G. D. George, R. I. Jones et I. J. Winfield. 2006. «Statistical quantification of the effect of thermal stratification on patterns of dispersion in a freshwater zooplankton community». *Aquatic Ecology* 40: 23-32.

- Tonolli, V. 1958. «Zooplankton swarms». *Verh. int. Ver. Limnol* 13: 776-777.
- Urabe, J. 1990. «Stable horizontal variation in the zooplankton community structure of a reservoir maintained by predation and competition». *Limnology and Oceanography* 35: 1703-1717.
- Van de Meutter, F., R. Stoks et L. De Meester. 2004. «Behavioral linkage of pelagic prey and littoral predators: microhabitat selection by *Daphnia* induced by damselfly larvae». *Oikos* 107: 265-272.
- Van de Meutter, F., R. Stoks et L. De Meester. 2005. «Spatial avoidance of littoral and pelagic invertebrate predators by *Daphnia*». *Oecologia* 142: 489-499.
- Vanni, M. J. 1988. «Freshwater zooplankton community structure: introduction of large invertebrate predators and large herbivores to a small species community». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45: 1758-1770.
- Voss, S. et H. Mumm. 1999. «Where to stay by night and day: Size specific and seasonal differences in horizontal and vertical distribution of *Chaoborus flavicans* larvae». *Freshwater Biology* 42: 201-213.
- Watson, N. H. F. 1976. «Seasonal distribution and abundance of crustacean zooplankton in Lake Erie, 1970». *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 33: 612-621.
- Webster, R. et M. A. Oliver. 2001. *Geostatistics for Environmental Scientists*. Chichester: John Wiley and Sons, 271 p.
- Wetzel, R. G. et G. E. Likens. 1991. *Limnological analyses*. New York: 391
- White, M. D. 1998. «Horizontal distribution of pelagic zooplankton in relation to predation gradient». *Ecography* 21: 44-62.
- Whiteside, M. C., C. M. Swindoll et W. L. Doolittle. 1985. «Factors affecting the early life history of yellow perch, *Perca flavescens*». *Environmental Biology of Fishes* 12: 47-56.
- Wiens, J. A. 1989. «Spatial scaling in ecology». *Functional ecology* 3: 385-397.
- Winfield, I. J. 2004. «Fish in the littoral zone: ecology, threats and management». *Limnologia* 34: 124-131.
- Winterman, J. F. G. M. et A. de Mots. 1965. «Spectrophotometric determination of chlorophylls a and b and their pheophytins in ethanol». *Biochim. Biophys. Acta* 109: 448-453.

- Wissel, B. et J. Benndorf. 1998. «Contrasting effects of the invertebrate predator *Chaoborus obscuripes* and planktivorous fish on plankton communities of a long term biomanipulation experiment». *Archiv fur Hydrobiologie* 143: 129-146.
- Wissel, B. et C. W. Ramacharan. 2003. «Plasticity of vertical distribution of crustacean zooplankton in lakes with varying levels of water colour». *Journal of Plankton Research* 25: 1047-1057.
- Wojtal, A., P. Frankiewicz, K. Izydorczyk et M. Zalewski. 2003. «Horizontal migration of zooplankton in a littoral zone of the lowland Sulejow Reservoir (Central Poland)». *Hydrobiologia* 506-509: 339-346.